
AD ASTRA PER ASPERA

ARCHIV

FÜR

ENTWICKLUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN.

HERAUSGEGEBEN

VON

WILHELM ROUX,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN HALLE A/S.

ACHTZEHNTER BAND.

MIT 36 TAFELN, 1 AUSSCHLAGTABELLE UND 100 TEXTFIGUREN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1904.

Inhalt des achtzehnten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 26. Februar 1904.

Seite

Zweites Heft.

Ausgegeben am 10. Mai 1904.

Drittes Heft.

Ausgegeben am 16. August 1904.

Viertes Heft.

Ausgegeben am 13. September 1904.

Nouveaux essais de Parthénogénèse expérimentale chez les Vertébrés inférieurs (Rana fusca et Petromyzon Planeri).

Par

E. Bataillon.

Avec les Planches I à IV et 12 figures dans le texte.

Eingegangen am 8. August 1903.

En limitant la Parthénogénèse expérimentale aux cas exceptionnellement favorables où l'évolution aboutit à des larves nageantes (Echinodermes et Annélides), on restreindrait singulièrement la portée du phénomène. La physiologie n'a que faire des cadres apparents créés avec des termes sans signification précise. Sous la rubrique »fragmentation«, certains biologistes semblent vouloir réunir les observations les plus disparates (segments nucléés ou anucléés dans l'atrésie folliculaire, division des œufs vierges soumis aux solutions plasmolysantes). A ceux qui cherchent une interprétation physique des phénomènes, on demande les limites de la parthénogénèse; or, la fragmentation elle-même n'a jamais été définie, et pour une bonne raison: c'est que deux groupes de faits ne peuvent être opposés scientifiquement que par l'analyse de leurs conditions.

Les résultats que je veux considérer sont réunis par une technique expérimentale commune. Ils varient suivant les types auxquels on s'adresse, et aussi suivant le modus operandi. Les larves plutéennes de LOEB (32) ont justement frappé les biologistes. Mais une étude physiologique attentive nous amène à reconnaître les efforts de ses devanciers. Même en laissant de côté les divisions limitées obtenues d'abord par les HERTWIG (24 et 25), puis par MORGAN (36), il reste les belles expériences de KLEBS (27) en 1896. Le développement parthénogénétique complet provoqué chez les Spirogyres par

des solutions plasmolysantes m'arrêtera, car les phénomènes osmotiques originels sont des plus suggestifs et cadrent merveilleusement avec l'hypothèse de la déshydratation formulée par moi dès Juillet 1900. Il est intéressant, en effet, de noter au passage que la première interprétation générale de ces évolutions provoquées ait pu reposer sur une segmentation restreinte comme celle des œufs d'Amphibiens; Loeb arrivant presque en même temps à des conclusions identiques avec un matériel beaucoup plus propice (33).

Depuis lors, des complications sont survenues. Je n'aperçois guère l'utilité d'une bibliographie étendue et n'indique même que pour mémoire les essais négatifs de Viguier[1]) (43) et Ariola (1 et 2).

Après Loeb, qui applique avec avantage aux œufs de Chætopterus, soit HCl, soit des solutions salines de concentration inférieure à celle de l'eau de mer, Delage (11 et 13) obtient un succès merveilleux avec les agents les plus divers: chaleur, HCl, etc. . . . CO^2 surtout. Là, nous ne trouvons plus d'interprétation satisfaisante. Delage critique avec raison les catalyseurs de Loeb et n'aperçoit pas dans l'évolution de ses embryons carboniques le rôle possible de la déshydratation. Je dis déshydratation, et non pression osmotique, pour insister à nouveau sur une remarque que je faisais en 1901 (5). »Un facteur dit externe n'intervient en Morphogénèse qu'en tant qu'il agit sur le milieu intérieur«. En 1900 (4), le facteur immédiat que je faisais entrer en ligne de compte, c'était la déshydratation; et si, dans mes opérations, le milieu extérieur intervenait visiblement »par sa pression osmotique«, je n'excluais en aucune façon d'autres traitements pouvant provoquer la même déshydratation du plasma[2]).

---

[1]) A la correction des épreuves, je dois mentionner que Viguier considère maintenant »l'action des réactifs comme hors de doute«. Son mémoire (54) arrive malheureusement trop tard pour que je puisse en tenir compte dans la discussion des facteurs.

[2]) Au cours de l'impression de ce mémoire, je vois Ariola (46) rappeler mon interprétation »una seconda ipotesi, quella della pressione osmotica del liquido ambiente«. Ariola parle bien ensuite de la déshydratation de l'œuf, ce qui ne l'empêche pas d'opposer les catalyseurs des expériences sur les Annélides, sans se demander si la modification interne est éliminée du seul fait de l'hypotonie des solutions. Lorsqu'on veut tirer d'un exposé de faits une théorie physiologique, il convient de l'appuyer, non pas sur tel agent qui peut correspondre à un cas particulier, mais sur l'effet produit, lorsqu'il est constamment et nettement spécifié. J'invoque dans le mémoire visé telles expériences de Tichomirow auxquelles la formule d'Ariola ne saurait s'appliquer. On pourra se reporter à mon texte de 1900 après avoir lu celui d'aujourd'hui. Je m'étais efforcé de l'établir avec prudence, et ne trouve rien à y changer.

L'inhibition d'un globule polaire, qui mettrait l'œuf dans les conditions de la parthénogénèse naturelle a été abandonnée par DELAGE lui-même en ce qui touche ses larves carboniques (13). Nous verrons par les recherches de KOSTANECKI que le principe ne s'applique pas davantage aux solutions plasmolysantes. Mais le parti qu'on a pu tirer de cette indication à l'appui de certaines vues sur l'évolution (30), montre bien la nécessité de sérier les difficultés et de grouper tous les résultats au lieu d'éliminer les plus significatifs.

En considérant uniquement les œufs vierges d'Echinodermes qui donnent des ébauches parfaitement définies, on est entrainé à la recherche, soit d'une action inhibitrice, soit d'agents spécifiques se substituant au noyau spermatique dans la morphogénèse. Supprimez un globule polaire dans le premier cas; établissez l'autorégulation du nombre des chromosomes ou la non-régulation dans le second, et tout est fini: vous vous heurtez aussitôt à l'énigme du développement spécifique.

Les résultats partiels, qui impliquent une simple série de divisions, nous arrêtent sur une question mieux limitée et plus primordiale. A la base de toute évolution, évolution consécutive à l'amphimixie, parthénogénèse normale, parthénogénèse expérimentale parfaite, segmentations limitées aboutissant à des stéréoblastulas, il importe de considérer d'abord les conditions d'une division cellulaire. S'il se produit un arrêt, il y aura lieu d'en rechercher le déterminisme. Si cet arrêt se produit avant toute différenciation, nous pourrons, tout en heurtant nous aussi l'énigme de la forme, tirer de l'analyse de la structure et des rapports généraux quelques faits intéressant l'évolution les ébauches parfaites.

Au début comme à la fin de ce cycle de manifestations, le problème se posera sous deux faces: équilibre physique général du substratum réglant ses rapports avec le milieu, équilibre spécial des éléments constitutifs révélé par l'étude cytologique.

A l'application systématique des agents extérieurs, il faudra joindre l'examen de l'effet immédiat. La déshydratation a pu être admise par induction pour l'œuf fécondé, comme pour l'œuf vierge traité par les solutions plasmolysantes isotoniques. L'observation directe ne confirmerait-elle pas cette présomption dans l'expérience comme dans l'addition spermatique normale?

Un tel programme ne peut être qu'esquissé. Sur chaque point, j'exposerai d'abord les faits. Ils ont été relevés sur le type Amphi-

bien (*Rana fusca*) et sur le type Cyclostome (*Petromyzon Planeri*). Puis je chercherai à en tirer parti pour élucider les questions théoriques auxquels ils se rattachent. Ces évolutions abortives, tirées d'un matériel délicat, mettront en lumière certains problèmes qui demandent d'abord a être circonscrits.

I. La Segmentation parthénogénétique expérimentale chez Rana fusca.

1°. Techniques expérimentales.

Première technique. Mes premières expériences, faites en Mai 1900 sur *Rana esculenta* m'avaient été suggérées par des recherches étendues sur le rôle de la Pression osmotique dans l'Ontogénèse. Elles enlevaient tout caractère mystérieux aux résultats antérieurs de KULAGIN (29), obtenus avec le serum antidiphtéritique; elles rapportaient ces segmentations, comme celles provoquées par le Bichlorure de Mercure (DEWITZ [14]) à un principe plus général: la **déshydratation**. C'était leur seule signification. Pour la première fois, l'immersion des œufs vierges, soit dans un milieu physiologique comme le serum de Mammifère, soit dans des solutions isotoniques calculées à priori (électrolytes comme NaCl, ou substances organiques non conductrices comme le sucre de canne), aboutissait à des divisions comparables, et rappelant celle des œufs fécondés.

Mais le matériel, reporté dans l'eau pure et entré en division après 24^h environ, ne poursuivait pas son émiettement; les sillons s'effaçaient, et l'examen microscopique ne révélait plus que des amas de substance chromatique éparpillés sans ordre.

Deuxième technique. En 1901 et 1902, ces opérations furent reprises avec un succès beaucoup moindre sur *Rana fusca*. Les segmentations étaient plus rares et plus irrégulières. C'est alors que je songeai à user de la température, conformément aux nouvelles indications de DELAGE (11) pour les œufs d'Echinodermes. Les œufs, pris dans les dilatations utérines avec les précautions voulues, étaient portés et maintenus un temps variable dans l'eau à 30° ou 35°. Les meilleurs résultats étaient obtenus avec une exposition d'$^1/_2{}^h$ à 35°. Après refroidissement brusque à 11° ou 12°, les récipients étaient maintenus à 15 ou 16° environ; et, dans certains cas, les $^9/_{10}$ des œufs pour le moins entraient en mouvement. La segmentation était alors beaucoup plus précoce. Le retard considérable enregistré dans les expériences de plasmolyse par rapport aux témoins fécondés devenait à peu près nul: le mouvement commençant $3^h\,^1/_2$ ou 4^h au

plus après le retour à la température ordinaire. Mais, au bout de 24h, et après un émiettement plus ou moins prononcé, la surface se régularisait comme dans le premier groupe d'expériences. Sans vouloir aborder pour le moment une critique expérimentale qui viendra plus loin, je dois noter l'idée directrice qui m'amena à modifier cette technique.

A quelles conditions rapporter la résistance des œufs de *Rana fusca* aux solutions plasmolysantes, résistance beaucoup plus marquée que chez *Rana esculenta*? J'ai souligné ailleurs l'épaisseur plus considérable de la gangue, à travers laquelle les transports osmotiques se trouveraient ralentis (5). Cette vue parait confirmée par le fait qu'un certain nombre d'œufs, débarrassés d'une bonne partie de cette enveloppe, aboutirent tous à un bel émiettement après traitement par le sucre à 10 °/₀ (1ère technique), tandis que la masse des témoins ne montrait que quelques rares incisions. J'ajoute que l'équilibre osmotique semble différent dans les deux matériels. La turgescence des œufs de *Rana esculenta* parait beaucoup plus faible; et j'espère montrer ailleurs que cette différence rend compte tout à la fois d'une résistance moindre à la plasmolyse, d'une résistance plus grande à la température.

L'action de la température, à l'inverse de la plasmolyse, est homogène et largement indépendante du facteur temps. S'ensuit-il qu'elle soit d'une autre nature? Jusqu'à plus ample informé, je ne pouvais l'admettre. Il était permis de supposer un ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la chaleur, rendant le plasma plus perméable, entraînant peut-être une hydratation passive, le refroidissement ramenant par une contraction active appropriée le tonus nécessaire à la segmentation.

Dans cette hypothèse, le refroidissement brusque marquerait le début de l'activité interne. Et, en effet, si l'on revient lentement aux conditions ordinaires en passant ¼ d'h. ou 20 minutes par 22°, ou si l'on abandonne simplement les œufs à cette température de 22° qui correspond suivant Hertwig O. (23) au maximum d'intensité évolutive, les segmentations sont tout à fait exceptionnelles alors qu'elles abondent sur les témoins traités par le procédé habituel.

Mais comment se fait-il que la division, commencée au bout de 3h ½ ou 4h, délai qu'on peut qualifier de normal, s'arrête dans les 24h? En attendant que l'étude des mouvements internes nous révèle un autre facteur, nous pouvons envisager encore l'équilibre physique consécutif à cette contraction qui marquerait le retour brusque à une

température basse. Cet équilibre, réalisé par élimination, ne saurait avoir la même stabilité que celui résultant de l'addition spermatique. L'œuf peut donc se réhydrater à la longue: telle serait au moins l'une des raisons de l'effacement des sillons, de l'arrêt des mouvements internes.

Troisième technique. De ces considérations devait sortir une technique mixte en quelque sorte: traitement par la chaleur mettant en branle le matériel ovulaire dans un délai minimum; traitement consécutif par des solutions sucrées à 6, 7 ou 8 % dans le but de combattre la réhydratation progressive. Ces solutions (au moins la plus faible) sont compatibles comme l'expérience l'a prouvé (5) avec un large développement; et, provisoirement, les œufs pouvaient y rester à demeure. J'obtins ainsi de très-belles morulas et même des blastulas avec une cavité de segmentation irrégulière.

Mais, dans tous les cas, les sillons avortent au pôle vitellin. C'est un disque cellulaire blastodermique comme celui des Poissons osseux reposant sur une sorte de parablaste: l'hémisphère inférieur indivis avec des noyaux épars. Malgré toutes mes tentatives, retour à l'eau pure, séjours alternatifs dans l'eau et dans la solution, accroissement ou abaissement des concentrations, il me fut impossible d'aller plus loin. Les conditions les plus favorables sont le traitement par la chaleur, le refroidissement brusque, puis l'immersion définitive dans le sucre à 6 %.

Quatrième technique. Mais, si mon hypothèse est soutenable, pourquoi le contact permanent d'une solution bien calculée ne mettrait-elle pas l'œuf en activité sans l'intermédiaire de la chaleur? Le tonus adéquat sera réalisé plus lentement si une activité propre de l'œuf n'intervient pas comme je la suppose avec la température; mais une fois obtenu, il devra conduire à une segmentation aussi riche.

Ces expériences nouvelles ont été faites au printemps dernier (1903). On verra que les œufs vierges abandonnés directement dans la solution sucrée à 6 % sortent de l'inertie plus-tard qu'avec la 2e ou la 3e méthode, plus-tôt qu'avec la première, au bout de 8 à 15h, et fournissent des ébauches aussi belles que ceux traités au préalable par la chaleur.

Le traitement des œufs de *Rana fusca* par l'eau de Seltz simple ou diluée pendant des temps variables est resté jusqu'ici sans résultat. Il convient d'ajouter à ces détails sur mes opérations que, pendant la période de reproduction, les œufs ne réagissent pas d'une façon uniforme. Ainsi, le sucre à 8 %, après traitement par la cha-

leur, représente généralement une concentration trop forte; et pourtant, j'en ai tiré dans une expérience du 1er Mars 1903 des segmentations superbes, bien supérieures à celles du sucre à 6. Il est indispensable de multiplier les lots et de varier les conditions.

2°. Les Phénomènes intimes.

a. État de la question et Méthodes.

L'étude cytologique du matériel en question ne peut être faite qu'avec la méthode des coupes. Elle ne permet donc que de poser des jalons; et ces jalons, je ne les rattacherai que dans une autre partie de ce travail en m'appuyant sur les résultats cohérents tirés d'un type plus favorable. La question n'a pas encore été abordée sur les œufs de Vertébrés à évolution libre. Avant la note préliminaire adressée par moi à l'Académie des Sciences de Paris le 21 Avril 1902 (6), avait paru une communication d'Henneguy (21) à la Société de Biologie (5 Avril 1901). Henneguy, tablant sur mes indications pour *Rana esculenta*, applique la même technique (technique No. 1 ci-dessus) aux œufs vierges de *Rana fusca*. On a vu que le matériel est plus réfractaire, ce qui explique l'irrégularité des résultats. En tout cas, Henneguy ne trouve pas de noyaux dans les œufs divisés: tout au plus aperçoit-il des vésicules claires sans chromosomes avec une radiation protoplasmique. Pour lui, il ne s'agirait pas d'une véritable segmentation, mais d'un processus de fractionnement dont il se propose d'étudier le Mécanisme. A ma connaissance, le travail annoncé n'a pas encore été publié. Depuis cette époque (41) Mme Rondeau-Luzeau, partant également des titres que j'avais indiqués, obtint ce qu'elle appelle, elle aussi, la fragmentation des œufs vierges. Son indication essentielle, calquée sur celle d'Henneguy, est la suivante: »Je ne pus déceler nettement la présence du noyau, qui semble se fragmenter irrégulièrement«. Je passe sur ces observations qui correspondent à une technique insuffisante. Si j'ai cité Mme Rondeau, c'est uniquement parce qu'elle a figuré la première des coupes portant sur ces œufs vierges segmentés. Et ces coupes me suggèrent deux réflexions: 1° même avec les sillons rudimentaires qu'elles indiquent, j'ai la conviction que pratiquées à temps sur des œufs en pleine activité et traitées avec soin, elles eussent révélé une particularité essentielle: des asters cytoplasmiques en mouvement et en rapport avec les noyaux; 2° les figures en question n'apprennent guère plus que l'examen superficiel de l'œuf entier, et, comme on en pourra juger, n'ont rien de commun avec celles que je me propose de décrire.

La bibliographie spéciale du sujet s'arrête ici[1]). J'ajoute quelques indications sur le traitement des matériaux.

Ils sont plongés dans le mélange fixateur suivant:

acide chromique à 1% . . . . . 90 parties
acide acétique glacial. . . . . . 10 parties.

Ils y restent 48h environ ou un peu plus; juste le temps nécessaire à l'élimination complète de la gangue par agitation. On les lave à l'eau pendant 24h, puis on les porte pendant le même temps dans l'alcool acétique (alcool absolu, 90; acide acétique 10). Les passages ultérieurs par l'alcool pur et par le toluène, l'inclusion dans la paraffine à 47° sont aussi rapides que possible: chaque étape ne demande guère plus de 30 minutes. Dans ces conditions, les coupes se font très-bien, et se prêtent merveilleusement à la méthode suivante de double coloration.

1°. Application rapide sur la lame d'une solution saturée de bleu de méthylène et de borax (je chauffe légèrement jusqu'à apparition des vapeurs).

2°. Lavage et différenciation rapide par une solution d'Eosine dans l'alcool à 50%.

3°. Déshydratation et montage.

Les matériaux non traités immédiatement se conservent très-bien et sans déformation dans le mélange: alcool — acide acétique. Peut-être n'est-il pas mauvais de dire encore en passant que le liquide fixateur chromo-acétique, qui donne d'excellents résultats avec les œufs de *Rana fusca*, déforme et altère ceux de *Rana esculenta*.

Comme méthode de contrôle, j'ai usé l'an dernier de l'hématoxyline alunée. L'hématoxyline ferrique peut servir également; mais il

---

[1]) Deux mois et demi après l'envoi de mon manuscrit, je reçois un travail d'ARIOLA (47): La pseudogamia osmotica nei Batraci, paru dans le Vol. XVI de ces Archives. Ce que j'ai dit des essais de Mme RONDEAU s'applique à ceux du biologiste italien sur *Hyla arborea* et *Rana esculenta*.

L'auteur emploie la chaleur, les chlorures, sans rechercher suffisamment la condition optima. Tout en reconnaissant à la température et à la Pression osmotique une action accélératrice, il pense que la force initiatrice du phénomène existe dans l'œuf vierge normal.

Quant aux résultats, à ces étranglements qui s'observent sur les œufs traités, mais aussi sur les témoins (fait que je n'ai jamais relevé dans mes opérations sur *Rana fusca*), il est difficile d'en apercevoir le sens. ARIOLA ne s'arrête pas à la structure intime de ses œufs et se contente de confirmer les indications d'HENNEGUY pour *R. temporaria*: pseudoblastomères sans noyaux, segmentations privées du caractère essentiel de la mitose. ARIOLA ne parait pas avoir eu connaissance de ma communication à l'Acad. des Sciences du 21 Avril 1902.

est indispensable de se familiariser au préalable avec les mouvements nucléaires par un procédé plus électif, les tablettes vitellines se teintant aussi énergiquement en noir que la chromatine.

b. Les premières segmentations.

Les premières segmentations sont d'autant plus régulières qu'elles sont plus précoces. Des œufs traités par la chaleur, refroidis brusquement et laissés à la température ordinaire pendant 5^h, subissent souvent une division en deux d'allure normale, quoique n'atteignant pas le pôle végétatif. J'ai toujours trouvé les segments bien centrés quoique, dans certains cas, je n'aie pu déceler la substance chromatique en rapport avec l'un des asters (Fig. 2 Pl. I). Cette recherche est très-délicate; mais on peut, en combinant quelques coupes voisines sur un œuf bien orienté, apercevoir dans les deux sphères hyaloplasmiques plus au moins nettement réticulées les deux noyaux mal limités et énergiquement teintés par le bleu de méthylène (Fig. 1 Pl. I). Il arrive que l'un des blastomères montre déjà deux centres conjugués et orientant des alvéoles étirées d'une grande finesse (Fig. 13 Pl. II). Ce territoire est déblayé des enclaves vitellines; et, au niveau de la zône neutre, on constate que les alvéoles sont plus larges et dessinent des polygones plus réguliers. Les deux pôles portent deux amas informes et très inégaux de chromatine.

Mais il existe des divisions en 4 d'une précision remarquable comme celle qui répond à ma figure 3 (Pl. I). Cette image résulte de la combinaison de quelques coupes consécutives d'une même série, pratiquées horizontalement dans l'hémisphère supérieur. Les sillons de 2e ordre arrivent au niveau de l'aire nucléaire et n'ont pas encore étranglé les travées hyaloplasmiques de la figure de division. Le bord des sphères est anguleux et en rapport avec une radiation exceptionnellement belle sur l'un des segments. Ces 4 centres ont une structure finement réticulée, et renferment de beaux filaments nucléaires. On remarquera cependant, sur le système inférieur, quelques-uns de ces filaments occupant encore l'équateur de la figure dicentrique. C'est un fait qu'il faut retenir, même dans cette segmentation où l'égalité des blastomères est frappante, où la distribution symétrique des sphères et le déblaiement des tablettes vitellines dans les 4 zônes circonvoisines donnent une précision rare au travail plasmatique. La répartition de la chromatine est irrégulière. La charpente nucléaire disloquée est emportée sur

les centres attractifs, avant d'avoir passé par les phases normales d'élaboration et de scission.

Quelle est l'origine des asters initiaux?

N'ayant étudié les œufs qu'à partir de l'apparition du premier sillon, je ne saurais répondre à la question. La division des asters qui s'observe bien dans d'autres cas me porte à supposer, dans l'émiettement régulier, une sphère radiée simple à l'origine.

Mais peut-être n'en est-il pas toujours ainsi. J'ai représenté (Fig. 4 Pl. I) sur un œuf sortant du stade 2, l'incision oblique d'un seul blastomère. Les coupes pratiquées parallèlement au plan passant par *a*, *b* (Fig. 5 Pl. I) révèlent la présence de 5 asters conjugués. Là, le nombre des centres ne correspond plus à celui des segments, et leur division est au moins en avance sur celle du plasma. Chaque sphère radiée contient une masse chromatique. Il est vraisemblable que le hyaloplasme s'est condensé à l'origine, et en tout cas de très-bonne heure, sur plusieurs points distincts.

Nulle part, au début, je n'ai pu trouver une cinèse normale. La répartition semble se faire, comme il a été dit plus haut, d'une façon irrégulière et prématurée sur les centres attractifs.

De ces premiers stades, on ne peut donc tirer que quelques indications:

1°. L'émiettement d'allure normale parait correspondre à des éléments munis d'un seul centre.

2°. La plupart de ces centres emportent une fraction du matériel chromatique; mais ce dernier n'offre nulle part les mouvements géométriques de scission et de distribution qui caractérisent la cinèse ordinaire.

3°. Le nombre des asters est souvent supérieur à celui des segments. Je décrirai du reste le cas extrême où un œuf indivis dessine sur la coupe une véritable constellation de cytasters d'une richesse extraordinaire.

4°. Enfin, un fait essentiel, qui enlève toute précision à la division des sphères, c'est l'absence de centrosome figuré: la question du centrosome dans les jeunes ébauches normales du type Amphibien est trop controversée pour que j'insiste davantage.

c. Le maximum d'émiettement.

Quelle que soit la technique employée, le maximum d'émiettement parait atteint en général en 48 h. Ma fig. 7 (Pl. I) donne une idée suffisante de cette division extrême. Dans la plu-

part des cellules, on observe, non-seulement une structure radiée du hyaloplasma en rapport avec un centre dégagé d'enclaves, mais un noyau à contours peu précis. Il n'est pas rare que des grains chromatiques soient épars dans le plasma cellulaire. A ce stade, les figures de division sont rares dans la plage émiettée, et elles répondent généralement au type irrégulier des premières segmentations. Il semble du reste qu'à partir d'un certain calibre, le travail élémentaire s'arrête. C'est dans la masse vitelline sous jacente et surtout à son bord supérieur qu'il faut aller chercher des mouvements nucléaires aussi curieux que caractéristiques. Cette zône inférieure n'est point clivée et elle l'emporte en volume sur la calotte du pôle animal. Les cellules de cette dernière sont souvent écartées les unes des autres dans la profondeur de façon à limiter une sorte de cavité de segmentation irrégulière. Au début, elles reposaient immédiatement sur la masse indivise et plurinucléée. L'œuf se comporte en somme comme dans les cas de segmentation partielle; et la blastula imparfaite à laquelle l'évolution aboutit ne se prête pas aux plissements d'une morphogénèse normale: c'est une stéréoblastula du même genre au fond que celle des œufs immatures fécondés (5).

Un simple coup d'œil révèle donc une différence profonde entre ces ébauches et celles qu'on a succinctement décrites en 1901 et 1902 (21 et 41). Mais il ne saurait y avoir dans les résultats qu'une question de degré.

Considérons d'abord, au seul point de vue structure générale, les formes morulaires ou blastulaires obtenues avec les divers traitements. Les mouvements les plus rapides, les plus réguliers, et aussi les plus accusés, sont provoqués par l'action combinée de la chaleur et des solutions correspondant à 6 % de sucre de canne. C'est précisément le cas que je viens d'étudier.

Si nous immergeons simplement et définitivement les œufs dans le sucre à 6 % sans user de la chaleur, l'évolution est plus lente. La segmentation n'apparait guère qu'en 8 ou 15 heures. Elle est plus irrégulière et beaucoup moins fréquente. On comprend que la modification plasmatique plus lente ne se montre effective que dans des proportions plus restreintes. En tout cas, les meilleurs développements ne le cèdent guère aux précédents comme on en jugera par la fig. 8 (Pl. I) aussi bien que par les figures de détail intéressant les mouvements nucléaires (17 et 18 Pl. II).

Mais laissons simplement dans l'eau les œufs refroidis après chauffage d'$^1/_2{}^h$ à 35°. Au bout de 24^h, les meilleures divisions

nous fournissent une plage cellulaire supérieure, à 10 ou 12 éléments avec une cavité de segmentation anguleuse et une masse vitelline non clivée. Chaque cellule est merveilleusement centrée. Une seule coupe horizontale (Fig. 6 Pl. I) rencontrant 5 blastomères nous montre 3 asters munis chacun d'un amas chromatique, et l'un de ces amas est constitué pour quelques filaments d'une grande finesse de structure.

En pareil cas, l'évolution s'arrête là. Elle est donc abrégée par le séjour du matériel dans l'eau pure. Même au bout de 24ʰ, on peut la pousser plus loin en usant d'une solution de sucre à 6 %. Les faits cadrent bien avec l'idée directrice qui m'a suggéré toutes les modifications de technique. La division s'arrête très vite dans l'eau pure. Dès le 2ᵉ jour, les mouvements des sphères s'effacent; les parois cellulaires deviennent de moins en moins précises; la charpente nucléaire elle-même se fond et perd progressivement son affinité pour les colorants. Ce processus est général; et même des coupes comme celles figurées par Mᵐᵉ Rondeau devaient, comme je l'ai déjà dit, montrer des mouvements plasmatiques intéressants, à la condition de porter sur un matériel en pleine activité et non en voie de régression.

d. Absence de clivage. Les asters et le pigment.

On pourrait objecter que les opérations diffèrent, que les segments limités dont il vient d'être question, si peu nombreux qu'ils soient, marquent un processus trop parfait pour être comparé à de simples incisions superficielles. Je répondrais que ces simples plissements n'ont point manqué dans mes séries; qu'entre les segmentations les plus riches et l'absence complète de clivage, il y a tous les intermédiaires.

Même là où l'on n'observe aucun cloisonnement véritable, le plasma de l'hémisphère supérieur multiplie progressivement ses asters, et peut renfermer au bout de 48ʰ une merveilleuse constellation de centres, dont les radiations remplissent intégralement tout le champ d'une coupe horizontale dans la zône sus-équatoriale (Fig. 11 Pl. I. Voir aussi Fig. 15 Pl. II 2 asters qui s'éloignent pour se placer en opposition).

Les intermédiaires sont fournis par les cas où le clivage reste sensiblement en retard sur la division des centres et l'émiettement du noyau (Fig. 5 Pl. I).

Le champ des radiations plasmatiques est très bien dessiné: 1° par l'effacement progressif des tablettes vitellines qui, au voisi-

nage des centres, deviennent de plus en plus petites et moins chromophiles; 2° par les mouvements pigmentaires.

Le déblaiement du vitellus apparaitra clairement dans l'étude de la division nucléaire. Il saute également aux yeux lorsque, sur un œuf indivis, les centres ne sont pas encore très nombreux (Fig. 10 Pl. I). Quant au pigment, il y a deux modes de distribution à considérer. Dans un champ plasmatique riche en asters (Fig. 11 et 12 Pl. I), ses granules alignés sur la trame des radiations, dessinent un bel assemblage d'étoiles dont le centre plus clair peut renfermer ou non de la chromatine.

Lorsque les sphères sont en pleine activité, l'apparence est tout autre (Fig. 5 Pl. I). Ces sphères conjuguées refoulent le pigment vers la périphérie ou bien le condensent sur la zône neutre des fuseaux d'union: ainsi se forment des amoncellements qui font ressortir, en la délimitant mieux encore, la zône déblayée, le territoire propre à chaque centre. Je suis porté à admettre que la première localisation correspond à un retour au repos. Car, au contact d'un noyau dont la radiation plasmatique s'est évanouie, le pigment s'accumule; et cette disposition qui, de bonne heure, s'observe çà et là sur certains œufs en activité, devient la règle sur le matériel au repos.

En tout cas, il y a là une indication précieuse pour la recherche des noyaux. On les trouvera, soit en mouvement dans les zônes déblayées, soit immobiles dans des blocs de pigment.

e. La Division nucléaire.

Dans les plages cellulaires superficielles, j'ai rencontré fréquemment des asters conjugués, jamais une Karyokinèse typique. C'est ce mode curieux de division que j'ai indiqué à propos des premiers stades, le simple étranglement prématuré d'une charpente plus ou moins dissociée. Dans certains cas pourtant, j'ai observé une condensation d'éléments rappelant la plaque équatoriale. Mais, je le répète, le processus, même dans ces cellules, n'est point précis.

Les phénomènes de division se répartissent donc assez naturellement en deux groupes. Le premier, sur lequel je glisse rapidement répond aux fig. 3 (Pl. I), 15 et 16 (Pl. II). Il se rencontre séul aux stades du début et comme le cycle des segmentations proprement dites est fort court, on comprend qu'il soit difficile d'observer autre chose sur la calotte cellulaire. Mais les mouvements persistent plus longtemps dans la zône indivise sous-jacente, et, à partir de la

30ème heure, j'ai enregistré des divisions à allure définie sur la signification desquelles on ne saurait élever le moindre doute.

En tête de ce deuxième groupe, je place la Karyokinèse classique et en particulier des plaques équatoriales comme celle de ma fig. 14 (Pl. II). Les fibres du fuseau achromatique sont bien délimitées; autour des deux sphères, les grains de vitellus et le pigment sont refoulés. Quant aux chromosomes, ils sont très distincts et, sans les avoir comptés, je puis dire que leur nombre est inférieur à 24, certainement plus voisin de 12. Il est du reste impossible de tirer de là une indication théorique quelconque, car ces cinèses régulières sont exceptionnelles.

Beaucoup plus fréquentes sont les figures pluripolaires qui se rapportent elles-mêmes à deux types: dans l'un, il y a des chromosomes, dans l'autre, la charpente est plus compacte et presque informe.

J'ai représenté (Fig. 17 Pl. II) une belle cinèse montrant nettement 4 pôles (elle en a vraisemblablement un 5ème suivant un axe perpendiculaire au plan), et une autre plus bizarre sur laquelle 5 sommets sont visibles (Fig. 18 Pl. II).

Un simple rapprochement entre ces deux images et ma fig. 22 (Pl. II) met en relief la distinction que j'établis. Il s'agit, cette fois, non plus de chromosomes se répartissant sur plusieurs centres, mais de sphères nombreuses, d'inégale importance, attirant à elles des blocs chromatiques sans structure définie. Les détails indiqués correspondent à une seule coupe. Les fragments de fuseaux qu'on y aperçoit donnent à peine l'idée d'un système achromatique des plus complexes et dont les fibres ont la finesse de beaux écheveaux de soie teintés en rose par l'éosine.

Il est clair que ces mouvements nucléaires anormaux nous ramènent aux divisions initiales, et que, pour eux encore, j'admets l'activité précoce de centres doubles ou multiples s'exerçant sur un matériel non élaboré.

Ce qu'il y a de constant dans tous les cas, le phénomène qui parait primordial dans cette curieuse série d'instantanés, c'est l'apparition de sphères actives et l'orientation du substratum achromatique. Il est intéressant de constater sur telle cinèse bizarre sans chromosomes vrais, des radiations, jetées par les deux centres sur un bloc nucléaire, distinctes du fuseau central, et rappelant a s'y méprendre les fibres du manteau des spermatocytes de Salamandre en division (comparez la Fig. 21 Pl. II à celles

de Drüner in Wilson: The Cell in Development and Inheritance. pag. 54).

Le clivage provoqué par ces asters, qui apparaissent en nombre variable sous l'influence des facteurs parthénogénésiques, n'exige pas, nous l'avons vu, l'élaboration chromatique d'une prophase parfaite. Il y a plus: il ne parait pas nécessairement lié aux mouvements d'une charpente nucléaire. Dans un bel émiettement, on peut rencontrer des territoires limités, occupés par un plasmá radié, parfaitement centré, sur lesquels il est impossible de déceler de la chromatine.

La même difficulté se rencontre, comme je l'ai signalé, pour certaines divisions du début. Mais, en considérant des groupes d'asters conjugués, on constate que certains d'entre eux échappent à la distribution du matériel colorable. On conçoit donc que les seuls mouvements hyaloplasmiques puissent isoler des éléments imparfaits, incapables de poursuivre la division, les Cytoblastomères dont j'ai parlé dans une note antérieure (6).

Au reste, si le substratum de la chromatine a une composition précise et ne peut sortir d'un cycle morphologique défini (ce qui ne parait pas suffisamment établi), le même principe ne saurait s'appliquer à la substance colorable. Aux irrégularités que j'ai décrites s'ajoute et probablement se rattache un autre groupe de faits.

Le matériel nucléaire, dans cette courte évolution des œufs vierges, augmente considérablement d'importance; et on assiste à une véritable élaboration dans la région vitelline superficielle (Fig. 19 Pl. II). Il y a là des zônes déblayées et radiées au milieu desquelles la matière colorable est plus ou moins abondante. La trame hyaloplasmique dessine en ces points un réseau à mailles très-ténues: ce sont des sphères irrégulières. En plus des blocs chromatiques centraux d'allure très variable et souvent d'apparence homogène, on trouve à la périphérie des sphères, et quelquefois même assez loin d'elles dans la radiation, des alvéoles reconnaissables dont l'enclave parait se fondre, laissant en son milieu une massule colorable. Ces massules doivent être incorporées progressivement par le stock primitif. Mais, généralement, le contenu des alvéoles ne se teinte plus et c'est sur la trame plasmatique que se déposent des grains ou des filaments délicats (Fig. 20 Pl. II) qui entreront, eux aussi, dans la composition des noyaux.

Quelques réserves qui l'on fasse sur la destinée de ces noyaux, sur leurs mouvements anormaux auxquels pourrait correspondre une

origine anormale, il serait imprudent de toucher actuellement au principe de la continuité dans l'évolution morphologique de la charpente colorable; bien que la continuité soit déjà singulièrement atteinte en ce qui regarde les asters et les centrosomes (voir au chapitre IV les recherches de WILSON, 45).

Pour respecter ce principe, il faut admettre provisoirement que la chromatine, élaborée à l'état fluide, peut cheminer sur la trame plasmatique et imprégner un substratum.

f. Arrêt de l'évolution.

La division va beaucoup moins loin dans l'eau ordinaire que dans une solution de concentration moyenne. Mais elle est toujours suspendue, quoi qu'on fasse, à un stade blastulaire de précision variable. A cet arrêt, inéluctable avec les techniques employées, correspondent trois ordres de modifications plasmatiques (Fig. 9 Pl. I).

Les cellules superficielles s'arrondissent et s'émiettent en sphérules de plus en plus petites. C'est une »Framboisie« [1]) comme celles décrites par ROUX (42) dès 1885 et comme j'en ai observé moi-même dans certaines anomalies du développement (5).

Les éléments profonds perdent leurs membranes, bien qu'on puisse quelque temps encore saisir leurs contours.

Enfin, le plasma se creuse de vacuoles. Cette vacuolisation est un caractère constant; il s'aperçoit aussi bien sur les œufs indivis et encore munis de nombreux asters (Fig. 11 Pl. I). J'ai indiqué déjà les altérations des noyaux. Ils apparaissent comme des blocs irréguliers non entourés de radiations, fréquemment inclus dans des amas pigmentaires. Ils perdent finalement leur structure et leurs réactions colorantes.

---

[1]) Dans une correspondance privée, W. ROUX me demande si ce cas de Framboisie, comme beaucoup d'autres, ne correspondrait pas à une exagération de la tension superficielle au niveau des contacts cellulaires. Je sortirais de mon cadre en m'étendant ici sur la mécanique de la déformation et de l'émiettement. Mais l'opinion de mon savant collègue me parait d'autant plus acceptable que le phénomène coïncide précisément avec l'effacement des centres osmotiques. A propos du rôle de la tension superficielle dans les rapports interélémentaires ou intraélémentaires, voir: W. ROUX (52), L. RHUMBLER (51) etc. . . . .

II. La segmentation parthénogénétique expérimentale chez Petromyzon Planeri.

1°. Technique.

Au premier abord, l'œuf de Lamproie paraît devoir être plus sensible aux variations osmotiques que celui de Grenouille: il est dépourvu de gangue, il est plus petit, et par suite, sa surface relative est plus grande. Mais si ces conditions sont très-favorables à une oscillation rapide de l'équilibre plasmatique, elles ne sont pas moins propices à une réhydratation ultérieure, et l'obstacle se trouve accru par la lenteur exceptionnelle des segmentations initiales. Aussi, plusieurs des techniques utilisées sur *Rana fusca* sont demeurées sans effet: immersion passagère dans les solutions plasmolysantes fortes, chaleur . . . La méthode mixte, qui combine la chaleur avec l'intervention consécutive des solutions plus faibles est restée stérile: peut-être parce qu'avec le peu de temps dont j'ai disposé, il me fut impossible de trouver l'optimum de température indispensable. Du reste, comme on l'a vu plus haut, une bonne part du résultat paraît revenir au deuxième traitement: la chaleur accélérant simplement la mise en branle. La technique No. 4, contact permanent avec des concentrations moyennes, est la seule qui m'ait réussi. Les solutions de NaCl et surtout de sucre (valeur: 6% de sucre de canne) se sont constamment montrées efficaces. Les premières segmentations apparaissent après 15 ou 18^h et le phénomène s'étend successivement aux divers œufs pendant 24 ou 48^h. Pour ceux qui restent inertes, (souvent la moitié ou davantage), j'ai songé à intervenir dans la suite avec des concentrations un peu plus fortes. On verra que ces détails ne sont pas sans intérêt. Je suis arrivé ainsi à des blastulas plus ou moins riches en éléments, mais bien caractérisées.

Le traitement des matériaux en vue de l'étude microscopique fut le même que pour les œufs de Grenouille avec une seule modification portant sur la liqueur fixatrice. Le liquide Chromo-acétique, beaucoup plus faible, était préparé suivant les proportions indiquées par Helen Dean King pour l'œuf de *Bufo lentiginosus* (26)

acide chromique à 1%	25	parties
acide acétique glacial	10	-
Eau distillée	65	-

J'ai adopté, ici encore, la méthode de coloration très-élective au Bleu de Méthylène et à l'Eosine.

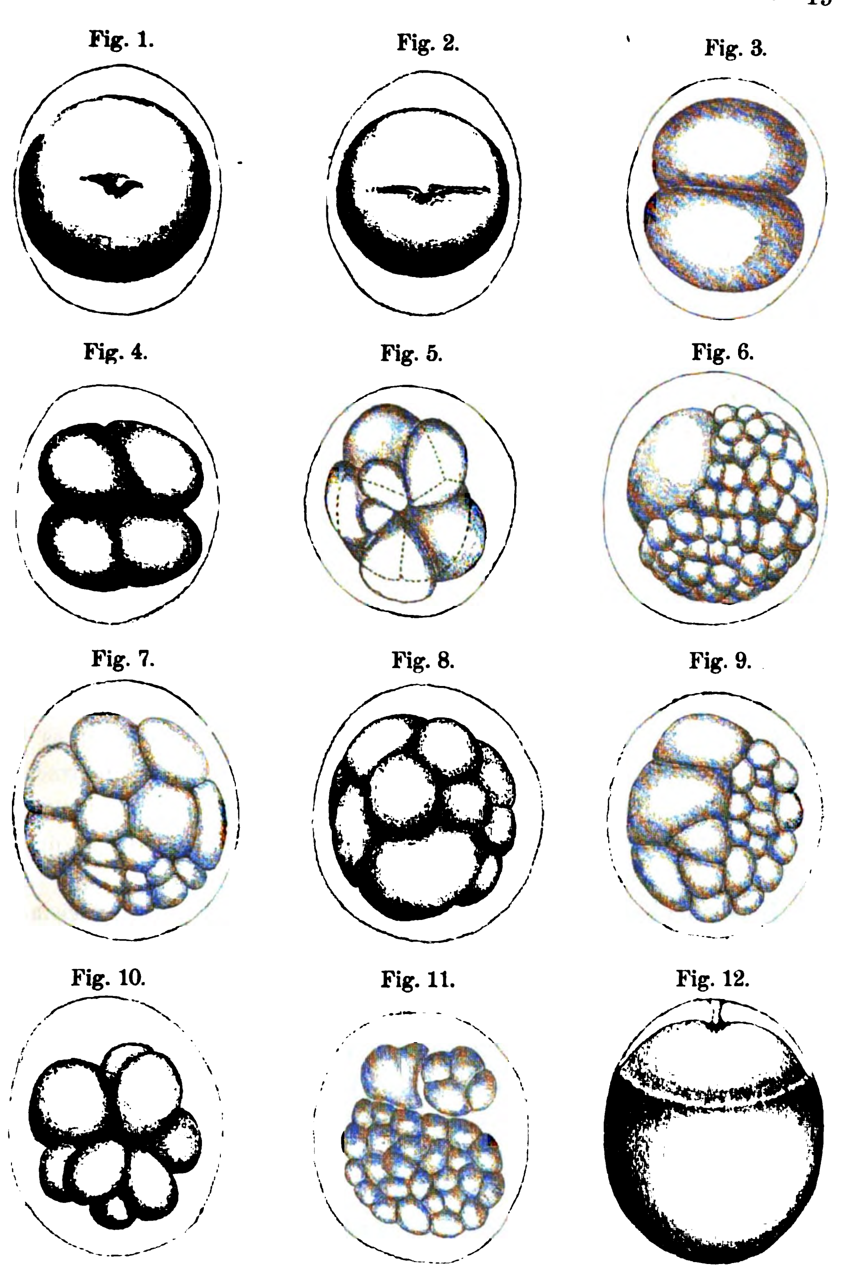
Cette étude de l'évolution provoquée chez une forme nouvelle exige, avant l'examen cytologique, quelques détails sur les mouvements de l'œuf et la morphologie des ébauches.

2°. Les mouvements de l'œuf fécondé et la mise en activité des œufs vierges.

L'œuf de Lamproie, fraichement émis dans l'eau, a une forme ovalaire avec un micropyle qui correspond à l'un des pôles. Le chorion se détache du plasma et devient visible presque aussitôt après l'imprégnation. Ajoutez le sperme et, en quelques secondes, l'enveloppe transparente se dessine dans la région micropylaire avec le canal spermatique. Au-dessous, la substance de l'œuf se déprime en cratère et la séparation s'étend de plus en plus. Le plasma subit une contraction qui progresse rapidement vers le pôle opposé comme une onde annulaire. La Fig. 12 ci-contre (texte) donne une idée du phénomène. Lorsqu'il est achevé, l'œuf arrondi est libre dans le chorion; il subit une rotation de 90°, qui amène à peu près le point micropylaire au bord supérieur. On passe ainsi de l'allure représentée Fig. 12 à celle que marque la Fig. 1 (texte). Je laisse de côté les détails de l'imprégnation soigneusement décrits par Calberla (9). La membrane se distend ensuite sous l'afflux de l'eau comme l'indique cet auteur; mais la contraction du vitellus au contact de la tête spermatique, qu'il a indiquée comme A. Müller (37), m'intéresse particulièrement.

Le phénomène s'observe identique dans les solutions salines ou sucrées provoquant la division parthénogénétique. Il est même plus facile à suivre sur les œufs vierges, parce qu'il est moins rapide et apparait à échéance variable dans la même ponte. Dans le sucre à 6%, c'est au bout de 18^h, 24^h, 48^h ou même plus tard, que la contraction s'effectue; et elle demande, pour s'achever, 10 minutes, $^1/_4$ d'h., souvent davantage.

La division provoquée implique donc la même contraction préalable qui suit la pénétration du spermatozoïde: car jamais un œuf vierge ne se segmente sans avoir subi ce changement d'allure. Les œufs vierges, laissés dans l'eau ordinaire, détachent aussi leur membrane après 10 ou 12^h dans mes expériences (10° à 11°). Mais l'afflux de l'eau se manifeste ici d'une façon irrégulière. L'enveloppe se sépare à la fois sur tous les points, sa distension progresse lentement et uniformément. Calberla (9) avait déjà relevé cette différence essentielle dans le processus, suivant que l'œuf est



Les figures 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10 et 11 représentent la marche la plus régulière des segmentations dans le sucre à 6 %. La division égale en 4 correspond à la 24me heure environ: suivent des blastules de 4 jours. Les ébauches 7 et 8 ont été tirées du sel à 0,5 % au bout de 40 heures. Le croquis 11 montre côte à côte 2 blastules très inégales issues du même œuf, avec une masse vitelline non clivée (sucre à 6 %, 5 jours). Enfin, la fig. 12 indique le processus de contraction qui sépare le chorion et à la suite duquel l'œuf vierge arrondi porte en haut son point micropylaire avec une rotation de 90°. Ce phénomène nous conduit à l'allure indiquée fig. 1 (voir le texte).

fécondé ou qu'il ne l'est pas. Les débuts de la contraction au niveau du micropyle et son mode d'extension sont, en tout cas, aussi précis dans le traitement parthénogénétique que sur l'œuf imprégné. C'est le premier changement à signaler: les mouvements internes, plasmatiques et nucléaires, ne se produisent qu'ensuite. Au bout de 7 ou 8^h on peut attendre les premiers sillons.

Quelquefois, les incisions ne sont ni profondes, ni régulières: elles suffisent à attester les mouvements internes que j'étudierai, et visibles même sur des œufs en apparence indivis. Mais souvent le tiers ou la moitié du matériel au maximum se segmente plus ou moins normalement: il s'agit ici d'une division complète qui peut isoler soit un territoire plasmatique appartenant au pôle animal, soit deux hémisphères séparés suivant la ligne des pôles et également riches en vitellus. Dans toutes mes expériences, une bonne proportion des œufs, la moitié ou les $^2/_3$, restent inertes. Or, on peut agir sur eux par la suite et provoquer leur activité en modifiant le milieu extérieur.

Après 6 jours d'immobilité dans le sel à $0{,}5\,^0/_0$, j'en porte une trentaine dans le sucre à $6\,^0/_0$. Le lendemain, presque tous séparent leur chorion; ils vont se diviser et fournir de belles blastulas.

Dans une autre opération, des œufs sont restés 7 jours dans le sucre à $6\,^0/_0$: isolés depuis 4 jours, aucun d'eux ne s'est contracté. On les immerge dans NaCl à $0{,}65\,^0/_0$: et cette modification, symétrique de la précédente, les met encore en mouvement dans le délai de 24^h.

Il convient de remarquer que, dans les deux cas, il y a eu accroissement de la Pression osmotique de la solution. Jamais je n'ai pu ébranler des matériaux inertes en abaissant le titre du milieu artificiel.

Voici qui est plus curieux encore. Des œufs restés 7 jours sans changement dans le sucre à $6\,^0/_0$ sont portés dans l'eau additionnée de sperme. Ils sont fécondés et se divisent. Cette opération n'a pu être faite qu'une fois; et, voulant laisser l'évolution se poursuivre, je négligeai les fixations à la suite de l'imprégnation. La segmentation ne tarda pas à s'arrêter, et j'eus beau répartir ce matériel restreint sur divers lots, eau pure, solutions plus ou moins faibles, il me fut impossible de le conduire plus loin. L'équilibre du milieu intérieur était suffisamment troublé pour ne permettre qu'une évolution abortive.

J'ai donc déduit la fécondation sans en observer ni les phéno-

mènes intimes ni les résultats normaux, mais en m'appuyant sur des données significatives:

1°. la contraction, avec l'apparition presque instantanée du chorion (caractère de la seule fécondation);

2°. la segmentation dans les délais normaux et dans l'eau ordinaire (on a vu que jamais les œufs n'entrent en mouvement quand on les fait passer dans un milieu à Pression osmotique plus faible).

Une modification relativement brusque de la forme et du volume pourrait être regardée comme un simple fait d'équilibration lorsque l'œuf affaibli à la longue dans une solution, vient à céder aux lois physiques de l'osmose.

Mais la régularité du phénomène et la comparaison avec ce qui se passe chez l'œuf fécondé imposent l'idée d'une contraction active qui se superpose à l'action directe du milieu extérieur; les deux facteurs concourant au même résultat: concentration du plasma par déshydratation. Le rôle direct des solutions parait difficilement contestable si l'on s'arrête aux effets d'une exagération minuscule de la Pression osmotique, tels qu'ils viennent d'être décrits, si l'on s'arrête aussi sur ce fait qu'un milieu artificiel convenable laisse longtemps les œufs accessibles à l'imprégnation. La fécondation exige donc chez la masse vitelline un certain tonus que trouble rapidement le milieu extérieur normal si elle n'intervient pas; et elle en réalise un autre. Il était bon de relever à la base de la génération sexuée un changement morphologique qui se retrouve toujours au début de l'évolution parthénogénétique; d'appliquer efficacement aux deux cas les mêmes facteurs expérimentaux.

3°. La Morphologie externe des ébauches.

Il suffira, pour prendre une idée de cette morphologie extérieure, d'un examen rapide des figures 1 à 11 (texte). L'œuf vierge contracté subit la même rotation que l'œuf fécondé. Le point micropylaire s'étire en une fente dont l'un des bords se soulève comme une petite languette; et c'est de la base de cette languette que l'on voit partir, dans deux directions opposées, l'incision qui séparera les deux premiers segments (fig. 2 et 3 texte). Ceci s'applique aux cas assez nombreux où la 1re division est précoce (24^h au maximum) et régulière. Si elle est plus tardive, le point micropylaire devient moins visible et il arrive que les deux premiers blastomères soient

très-inégaux. L'inégalité est du reste fréquente, même dans les fécondations ordinaires: ici, elle est surtout intéressante à considérer lorsqu'elle retentit sur le développement ultérieur en donnant des blastulas comme celle de ma fig. 6 (texte), avec un émiettement assez parfait au pôle supérieur, l'hémisphère opposé, riche en vitellus, restant indivis. Nous verrons à ce propos l'influence de la concentration du milieu extérieur. J'ai observé souvent des divisions en 4 d'une parfaite régularité (fig. 4 texte): et il faut rappeler encore le caractère différentiel qui sépare le cas de la Lamproie de celui de la Grenouille. Au stade à 4 blastomères, comme au stade 2, les segments sont complètement isolés. A partir de la division en 8 (fig. 5 texte) une différence de taille s'établit entre les éléments des deux pôles. Nous arrivons ainsi à des morulas, puis à des blastulas de richesse variable et plus ou moins profondément incisées (fig. 9 et 10 texte). J'ai représenté (fig. 7 et 8 texte) deux belles morulas tirées de NaCl à 0,5 $^0/_0$ au bout le 40^h, pour indiquer l'action parallèle des électrolytes et des substances organiques non conductrices. Partout ailleurs, il s'agit d'ébauches au sucre et on trouvera dans la légende des figures les titres avec les durées d'immersion. Si j'ai employé couramment le sucre, c'est que le contact permanent de NaCl se montre plus nocif; cette action spécifique surajoutée et indéfinissable, que j'ai relevée dans d'autres expériences (5), doit être dans tous les cas séparée du seul principe actuellement explicatif: l'isotonie calculée des solutions efficaces.

La fig. 11 (texte) mérite une mention spéciale. Elle représente, dans le même œuf, deux blastulas distinctes dont l'une est très réduite; et à côté, une sorte de masse résiduelle indivise, chargée de réserves.

Pour quiconque a étudié le développement de la Lamproie, cette évolution provoquée ne le cède guère en régularité à l'évolution normale. Mais ici encore, notre morphologie rencontre une barrière comme chez la Grenouille. Arrivé au bout de 4 ou 5 jours à des blastulas comme celle de la fig. 9 (texte), je constate qu'elles ne progressent plus. Si elles restent dans leur milieu, la sculpture extérieure va s'effacer; les cellules se fusionneront en perdant la netteté de leurs parois, et la vacuolisation sera visible à la loupe.

Une concentration plus forte retarde les altérations sans pousser l'évolution plus loin. Les concentrations plus faibles, quelques soins qu'on apporte à la progression, accélèrent les processus de destruction.

Mes résultats sont donc strictement renfermés dans les limites de ces quelques figures.

Si la netteté des mouvements intimes suggérait au lecteur la possibilité d'une fécondation accidentelle, je n'insisterais pas sur les précautions prises, et qui éliminent toute cause d'erreur, sur les témoins qui n'ont jamais fourni une seule division. Je rappellerais simplement ces modifications légères du milieu qui, après 6 ou 7 jours d'inertie, provoquaient de belles évolutions. On sait, depuis les recherches de CALBERLA (9), que le sperme de *Petromyzon* ne conserve ses propriétés fécondantes dans la chambre humide que dix minutes; que, dans l'eau, les mouvements cessent presque immédiatement, au bout d'une minute $^1/_4$, ou une minute $^3/_4$ tout au plus.

Je rappellerais aussi mes expériences antérieures sur les œufs fécondés (4) où, dans des solutions sensiblement plus fortes, la segmentation était à peine ralentie.

A elles seules, ces recherches préalables trancheraient la difficulté.

4°. Les phénomènes intimes.

Entre le moment où l'œuf se contracte et l'apparition du premier sillon, j'ai pu retrouver le pronucleus en place au milieu du plasma du pôle animal. Sa substance chromatique formait un amas de granules non limité par une membrane et occupant le centre d'une sphère hyaloplasmique finement radiée (Fig. 25 Pl. III). Les tablettes vitellines de ce territoire supérieur sont petites et ne remplissent pas exactement les alvéoles hyaloplasmiques; comme elles sont également moins chromophiles qu'au pôle opposé, plus claires et plus émiettées vers le noyau, celui-ci apparait au sein d'une zône déblayée, dans un plasma bien différent de la zône vitelline proprement dite. La division étant plus ou moins rapide et n'apparaissant jamais sur tous les œufs du même lot, je n'ai jamais réussi à suivre la première cinèse nucléaire.

Nous verrons que les mouvements du noyau répondent à deux types: l'un, qui rentre dans le cadre de la Karyokinèse vraie; l'autre, beaucoup plus anormal; et j'indiquerai les raisons qui me portent à admettre plutôt le deuxième mode à l'origine.

Quoi qu'il en soit, sur les œufs divisés en 2, je trouve deux centres hyaloplasmiques radiés, avec deux noyaux conformés comme celui de l'œuf indivis (Fig. 23 Pl. III). Mais, dès maintenant, il est indispensable d'envisager deux cas extrêmes entre lesquels nous intercalerons tous les intermédiaires désirables.

a. Absence de clivage.

Voici des œufs immergés dans le sucre à 6 % depuis 60 heures. Certains d'entre eux sont divisés en deux ou en trois; mais la plupart, bien qu'ayant séparé leur chorion depuis 24h ou 36h, montrent simplement à leur surface des rides instables, seul indice des mouvements internes.

Une série de coupes pratiquées sur ces derniers nous fait assister à un travail complexe portant sur le plasma et sur les noyaux (Fig. 28 Pl. III). Les asters sont assez nombreux et distribués suivant une zône dégagée dont les contours correspondent à l'aire des radiations ou des groupes de radiations. Ils sont tous en rapport avec des masses chromatiques. Mais on trouve çà et là des amas de cette substance qui paraissent au repos et soustraits aux courants du hyaloplasme. Il y a des sphères conjuguées; et là, les mouvements du noyau n'ont plus la même régularité que dans une cinèse ordinaire. Il arrive que les deux pôles ayant emporté la plus grande partie de la substance colorable, les travées achromatiques qui les unissent orientent encore quelques filaments. Le processus apparait mieux sur certaines figures de détail (Fig. 40 et 41 Pl. IV). C'est une sorte d'étranglement portant sur une charpente disloquée, mais non émiettée normalement quand elle subit l'action des sphères. Dans ces œufs, je n'aperçois nulle part les figures classiques de la division indirecte; et l'évolution peut être considérée comme bien près de son terme, si l'on tient compte de la vacuolisation du plasma superficiel.

b. Clivage régulier aboutissant à des Stéréoblastulas.

J'appelle régulier le clivage donnant dès le début et jusqu'au terme du développement des blastomères munis d'un seul centre à l'état de repos. La fig. 24 (Pl. III) répond à ce type dont la forme ultime est donnée par la fig. 27 (Pl. III). Ici, au moins à partir d'un certain moment, nous trouvons la Karyokinèse avec toutes ses phases. Je dis, à partir d'un certain moment, car, même après plusieurs segmentations, les noyaux paraissent encore s'étrangler uniquement suivant le procédé décrit ci-dessus. Lorsque la blastula s'est bien différenciée, on trouve fréquemment sur son plancher et sur les bords de son toît, des centres radiés, très pauvres en chromatine, et subissant la division anormale. Au milieu du toît, dans la partie la mieux segmentée, abondent les Karyokinèses bipolaires ou pluripolaires. Sur une zône restreinte comme celle que j'ai repré-

sentée (Fig. 36 Pl. IV) se trouvent réunis: un noyau au repos, deux stades classiques de division et un fuseau non équilibré. Mais il est rare de rencontrer une telle association de cinèses à deux pôles. Les cellules isolées (Fig. 37 et 38 Pl. IV) avec leurs 3 ou 4 pôles, leurs plaques triples ou quadruples, aboutissant à des formes d'anaphase connues (Fig. 35 et 39 Pl. IV) doivent être regardées comme marquant le processus ordinaire. Il y a donc une prédominance incroyable des divisions pluripolaires. Et, dès maintenant, nous songeons à rapprocher les allures en question de celles qu'on à trouvées si fréquentes dans le Cancer humain. Sur les œufs très nombreux que j'ai dû examiner, aucun ne s'est montré normal à ce point de vue.

Dans tous les cas, l'évolution s'arrête à la blastula. Au terme ultime de la division, les noyaux cellulaires paraissent en repos (Fig. 27 Pl. III); autour de quelques uns seulement on distingue encore une auréole plasmatique avec une radiation faible. Puis les limites élémentaires s'effacent et la vacuolisation intervient.

Il ressort de ce qui vient d'être dit que les mouvements cinétiques anormaux rappelant la division directe présideraient aux premières divisions, au moins dans la règle. Ils persisteraient ultérieurement dans les zônes les moins émiettées et les plus riches en vitellus sur lesquelles le travail d'élaboration est moins avancé. Mais cette indication n'a rien d'absolu. Exceptionnellement, sur la même série dont j'ai tiré ma fig. 24 (Pl. III) j'ai pu retrouver à la 22ème heure d'immersion un fuseau Karyokinétique ordinaire. En tout cas, c'est le seul que j'aie aperçu dans des délais aussi courts, et il s'agit d'œufs dont la division s'était montrée notoirement rapide.

c. **Types intermédiaires.**

Ces deux cas sont les termes extrêmes d'une riche série.

Certains œufs sont à peine divisés (2 ou 3 segments tout au plus) et se rapprochent, par les mouvements des sphères et des noyaux, du premier type que j'ai établi. Les ébauches en question portent, dans chaque territoire plasmatique, un nombre variable d'asters et d'amas chromatiques; et j'ajoute que les asters, comme les noyaux correspondants, sont de taille très inégale. Pour chaque segment, il suffit de se reporter à la description de l'œuf en mouvement mais non divisé. Du reste, les deux catégories d'ébauches se rencontrent dans des lots soumis au même traitement.

D'autres évolutions rappellent plutôt mon deuxième type.

Elles montrent des degrés dans le clivage du pôle végétatif. Cet hémisphère inférieur peut avoir des éléments assez volumineux (Fig. 29 Pl. III); il peut être simplement divisé en 2 (Fig. 30 Pl. III); il peut enfin rester indivis avec des centres plus ou moins abondants. Dans cette masse non clivée et riche en vitellus, les mouvements chromatiques répondent généralement au type anormal (Fig. 31 Pl. III). Il arrive pourtant qu'on y rencontre d'assez bonne heure (Fig. 26 Pl. III) des fuseaux réguliers: mais ceux-ci sont encore exceptionnels. Cette fig. tirée du même lot que la fig. 24 (Pl. III) révèle, dès la 60ème heure, une blastomérisation superficielle avec des figures bipolaires et pluripolaires d'une régularité frappante. Au terme des différenciations (Fig. 31 Pl. III) nous tombons sur une blastula dont la cavité est très précise et limitée en-dessous par la zône vitelline non clivée. Mieux encore que celle des œufs vierges de Rana fusca, elle rappelle l'évolution des œufs immatures fécondés chez les Amphibiens (5).

d. Ebauches multiples.

Mention doit être faite aussi des ébauches multiples qui s'observent de loin en loin. J'en donne un bel exemple (Fig. 32 Pl. III) avec deux blastulas bien séparées et un bloc indivis riche en vitellus. L'ébauche la plus volumineuse renferme en abondance les diverses figures de division précédemment décrites, avec la même prédominance du type pluripolaire. Sur la plus petite, les cinèses sont plus rares; et enfin la masse vitelline isolée ne présente guère que des étranglements anormaux. Il faut bien remarquer que la grosse blastule nous montre, elle aussi, non-seulement ces figures atypiques, mais leur exagération dans des monstruosités cinétiques dont les centres mal définis sont raccordés par des fuseaux d'une grande finesse avec une charpente chromatique informe. Ma Fig. 44 (Pl. IV) est très incomplète: elle rend les détails d'une seule coupe et néglige au moins un deuxième fuseau orienté obliquement en bas et à gauche; sa direction n'est marquée que par quelques granules nucléaires. C'est visiblement la répétition des anomalies curieuses décrites chez *Rana fusca*.

Les éléments colorables orientés au voisinage de pareilles figures m'amènent à dire quelques mots d'une élaboration qui se manifeste à la périphérie des tablettes vitellines, sur la trame hyaline des alvéoles. Au début, bien des centres sont excessivement pauvres en chromatine et certains n'en montrent pas: le territoire adjacent se

déblaie lentement au point de vue du vitellus qui se pulvérise; les granules très bien limités et fortement teintés par le Bleu s'alignent sur les mailles. Alors même qu'on ne voit pas d'aster ébauché à proximité, comme dans la partie supérieure de la fig. 43 (Pl. IV), les grains peuvent se condenser ultérieurement sur un centre. En tout cas, une sphère irrégulière comme celle qui se dessine en haut de la fig. 42 (Pl. IV), parait attirer et concentrer dans sa réserve primitive la substance colorable apparue sur le réseau de hyaloplasme. Le problème est délicat. On verra que si mon interprétation parait heurter au premier abord nos idées courantes sur l'évolution du noyau, elle est conciliable même avec la doctrine de l'individualité des chromosomes adaptée aux idées actuelles, car cette doctrine est devenue difficilement soutenable sous la forme primitive que lui avait donnée BOVERI.

e. Les phénomènes cytologiques et la concentration des solutions.

Dans ma description anatomique, le titre des solutions a été négligé. Et pourtant, il est curieux de considérer en quoi les phénomènes cytologiques varient avec la concentration.

En étudiant la mise en activité des œufs vierges, j'ai montré que des matériaux du même stock restés inertes dans certaines solutions, entrent en mouvement si l'on élève légèrement la Pression osmotique du milieu. Mais, ces différences individuelles mises à part, les œufs en activité dans le sucre à 5 %, se comporteront-ils, par exemple, comme ceux qui réagissent au sucre à 6 %? Une même ponte obtenue le 9 avril est répartie en deux lots correspondant aux deux titres indiqués. Dans le sucre à 6 %, j'obtiens, soit le type d'évolution extrême *sans clivage* avec des asters multiples et un assez grand nombre de noyaux, soit deux ou trois segments à plusieurs centres (Fig. 33 et 39 Pl. III).

Dans le sucre à 5 %, *le clivage est régulier* et donne des blastulas.

Il est nécessaire d'opérer sur les œufs de la même femelle.

Ainsi, cette expérience est la seule qui ait été réellement heureuse à la concentration 5 %. Toutes les autres, *faites ultérieurement*, ne réussissaient qu'au titre 6 %. Il ressort de l'ensemble de mes opérations, et en particulier de celle qui vient d'être enregistrée, *qu'une concentration active trop forte détermine l'apparition de centres multiples et fait obstacle à la division cellulaire.*

L'intervention secondaire d'un milieu plus concentré sur des œufs restés immobiles pendant 6 ou 7 jours suggère encore une remarque. Le cycle évolutif limité que le matériel peut parcourir est simplement retardé. Les premiers blastomères ainsi obtenus n'ont souvent qu'un centre comme s'ils s'étaient produits 6 jours plus tôt. Les dessins 29 et 30 (Pl. III) correspondent précisément à une expérience de ce genre. Neuf jours après l'émission des œufs, on constate encore la pleine activité karyokinétique, alors que le matériel divisé au bout de 24 heures est arrivé, en 4 jours au maximum, au repos des noyaux, à la stéréoblastula prête à fusionner ses éléments et à subir la vacuolisation.

III. Parallélisme entre les résultats chez les deux types.

Sur l'identité des facteurs mis en jeu, je m'expliquerai au chapitre suivant. Dans toutes mes expériences et quels que soient les agents extérieurs, j'aperçois toujours comme modification primitive une certaine concentration du plasma.

L'évolution est limitée chez la Lamproie comme chez la Grenouille. La blastula à laquelle je me heurte est plus parfaite chez la Lamproie où la segmentation reste totale, tandis que, chez *Rana fusca*, elle devient partielle, les cloisons initiales n'incisant pas complètement l'hémisphère inférieur.

Le phénomène intime le plus caractéristique est toujours l'apparition au début d'un nombre variable d'asters hyaloplasmiques sur lesquels la chromatine se répartit progressivement. Chez la Lamproie, il est quelquefois difficile de déceler la substance colorable au niveau de certains asters sur les œufs indivis ou sur les segments à plusieurs centres: mais, à l'inverse de ce qui se présente chez la Grenouille, je n'ai jamais observé de blastomère isolé sans chromatine.

Un cloisonnement restreint peut être largement distancé par la multiplication des noyaux et des sphères: cette multiplication peut aller très-loin sans aucun clivage.

Les Karyokinèses normales n'interviennent qu'à un certain moment, et sont plus rares chez la Grenouille. Au début de la segmentation, un anachronisme entre l'activité des sphères et le travail d'élaboration chromatique a pour conséquence la répartition inégale de la charpente sur les centres. Un autre phénomène vient troubler l'équilibre des cinèses: les mitoses pluripolaires,

très nombreuses et très parfaites chez la Lamproie, compliquées généralement chez la Grenouille de l'anachronisme sus-indiqué.

Chez les deux types, ce sont régulièrement les mêmes processus cinétiques qui se déroulent avec de simples nuances dans l'intensité et dans la précision.

Les altérations qui marquent la fin du cycle évolutif, effacement des structures nucléaires et des cloisons cellulaires, vacuolisation du plasma, etc. ... sont aussi communes aux deux formes.

IV. Etude générale.

1°. Les facteurs de la Parthénogénèse expérimentale.

Il est indispensable de revenir sur une condition physique de la segmentation provoquée formulée par moi en Juillet 1900, non seulement pour les œufs de *Rana esculenta* que j'avais étudiés, mais aussi pour les premières expériences de Loeb (32). L'œuf vierge perd une certaine quantité d'eau; les solutions hypertoniques calculées a priori agissent par leur pression osmotique. Immédiatement après, Loeb (33) s'exprimait dans les mêmes termes avec ses résultats nouveaux sur *Arbacia*, *Strongylocentrotus* et *Asterias*. Puis, ses tentatives sur *Chætopterus*, *Amphitrite*, *Nereis* et *Phascolosoma* le conduisaient à admettre des catalyseurs spécifiques engendrant une simple accélération du développement[1] (34 et 35).

Delage (11) applique avec succès aux œufs vierges d'Astéries, soit la chaleur, soit HCl; il constate, comme Loeb, que certains sels métalliques comme $MnCl^2$ mettent les matériaux en mouvement sous une concentration égale ou même inférieure à celle de l'eau de mer. Voici sa conclusion:

»La véritable interprétation de la parthénogénèse expérimentale n'est aucune de celles proposées par Loeb. La déshydratation est un

---

[1]) L'accélération, par les ions H, K, Ca etc.; des processus chimiques, trop lents chez l'œuf vierge normal pour le soustraire à la mort, est une hypothèse qui nous éloigne des faits saisissables. Loeb se retrouve sur un terrain plus solide quand il pose le principe général suivant (50): »Die betreffenden künstlichen Eingriffe zur Erzielung von Parthenogenese müssen darauf hinauslaufen, dass sie erstens die Verflüssigung oder sonstige Zerstörung der Kernmembran begünstigen; dass sie zweitens auch die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas (Viscosität etc.) in bestimmtem Sinne ändern.« Je renverserais simplement l'ordre des propositions et mettrais »zweitens« en première ligne.

facteur important, l'action spécifique des ions en est un non moins considérable, mais aucun n'est exclusif, et des excitations physiques ou chimiques variées peuvent engendrer le résultat. Il n'y a pas lieu d'adopter l'idée de catalyseurs, spécifiques ou non. L'œuf est dans un état d'équilibre instable, et une excitation convenable, mais non spécifique, suffit pour le déterminer à se développer.«

Dans son important mémoire sur la parthénogénèse carbonique, le même auteur (13) insiste sur un autre agent, merveilleux par les résultats qu'il donne, et pour lequel on ne pourrait invoquer ni l'asphyxie, ni l'anesthésie, ni l'acidité, ni la pression osmotique, ni la catalyse. »C'est au moment où les œufs sont en voie de division pour l'émission des globules polaires qu'on les place dans l'eau chargée de CO^2. Le phénomène s'arrête aussitôt, et tant que les œufs restent dans le liquide, aucun processus de division ne se poursuit: les œufs qui n'ont fait que commencer leur maturation n'émettent pas le premier globule, ceux qui avaient émis le premier ne forment pas le second.«

Une action inhibitrice, un empoisonnement momentané modifierait légèrement l'état de l'œuf de façon à substituer une division habituelle à la division si spéciale, si rare, si précise qui correspond à l'élimination d'un globule. La conception d'une léthargie passagère, comparée à l'oubli du travailleur qui tombe en syncope pendant une rédaction, ne satisfait guère, même comme »explication incomplète«. L'oubli est un phénomène psychique qui éveille l'idée d'une discontinuité. Inutile d'ajouter que cette discontinuité est purement subjective et que, physiologiquement, nous ne la concevons pas. En somme, dussé-je paraitre plus partisan des causes actuelles que le savant auteur de la Théorie des causes actuelles, je trouverais sa comparaison fâcheuse si, aussitôt après l'avoir formulée, il ne restituait au problème l'intégralité de ses proportions. »Il reste à définir ce qu'il y a de changé dans l'œuf, après cette léthargie passagère, pour qu'il achève, un peu différemment, ce qu'il avait commencé.«

Le terme inhibition, avec son sens approximatif, caractérise bien l'inertie relative constatée dans CO^2; mais les conditions immédiates de la segmentation ne seraient-elles pas réalisées, en pareil cas, qu'au retour dans le milieu normal? Je conçois qu'un œuf, immobilisé et même hydraté passivement dans l'eau carboniquée, se contracte quand on le plonge ensuite dans l'eau de mer oxygénée, qu'il retrouve ainsi le tonus propre à une segmentation ordinaire. L'action de la chaleur ne me parait pas pouvoir

être comprise d'une autre façon[1]). C'est faire intervenir, j'en conviens, une excitation dont le mécanisme nous est inconnu: mais il en est de même de toutes les manifestations élémentaires de l'irritabilité. Et celle que je mets en cause, la contraction, a l'avantage de s'appuyer sur un changement d'état saisissable sur certains œufs au début de la division normale ou provoquée.

Ainsi, des tactismes divers, correspondant, soit aux conditions anormales de milieu, soit au passage brusque de ces conditions anormales au milieu physiologique, pourraient réaliser l'hypertonie que les solutions plasmolysantes semblent engendrer par un procédé plus direct, plus schématique en quelque sorte. Delage oppose très-justement le mode d'action des solutions salines à celui d'un milieu comme l'eau de mer carboniquée. Mais je me demande si on ne peut pas admettre encore dans les deux groupes d'expériences un jalon commun: la concentration du plasma. Elle serait directe dans le premier cas, indirecte dans le second, également indispensable dans tous deux[2]). Formule très imparfaite ... car, comme je l'ai dit ailleurs (5) l'œuf n'est pas une simple cellule artificielle de Pfeffer. Même sous l'action directe de solutions équivalentes, le substratum peut n'être modifié que suivant un certain rapport; et l'équilibre théorique que j'aperçois n'implique aucunement l'isotonie des milieux en présence.

Au reste, CO^2 s'étant montré inactif dans mes opérations, je dois m'arrêter en remarquant que son efficacité est constatée uniquement sur un type ayant une forte propension à la parthénogénèse naturelle,

---

1) On pourrait vraisemblablement introduire dans le même groupe les segmentations provoquées par l'action momentanée de certains poisons: nicotine, strychnine, etc.... Wassilieff (55) nous dit des œufs d'Oursins immergés pendant 2 h dans la solution de nicotine: »Im Verlaufe dieser Zeit bemerkt man keinerlei Veränderungen am Ei; erst nach einigem Aufenthalt in reinem Seewasser sind Veränderungen schon an lebenden Eiern bemerkbar: zuerst nämlich verschwinden die Umrisse des Kerns, dann erscheint Protoplasmastrahlung.«

2) Dans un déterminisme complexe et variable, certains chaînons initiaux peuvent nous manquer tout en conduisant à la même modification nécessaire. L'idée que j'exprime ne semblera peut-être pas inacceptable à Delage qui écrit (13) à propos des œufs d'Astéries traités par CO^2. »Environ 1 h 1/2 après le passage dans l'eau de mer naturelle, on voit le cytoplasme se rétracter et laisser apparaître une membrane séparée de lui par un faible espace, tandis qu'au centre se voit une tache un peu plus claire, diffuse, peu régulière, correspondant au noyau qui entre en activité.«

totalement différent à ce point de vue des formes auxquelles je me suis adressé. Revenons aux facteurs ordinaires.

Delage (13) remarque avec raison que les forces excitantes ou catalytiques, même dans l'hypothèse complexe de Loeb, n'expliquent rien. Mais il oppose aux catalyseurs un argument qui me parait discutable. Et je dois l'examiner parce qu'il porte aussi bien contre toute modification physique du genre de celle qui m'arrête.

»Quel que soit l'agent employé (sauf dans quelques rares conditions et pour un petit nombre d'œufs), les œufs ne se développent pas dans la solution qui détermine leur parthénogénèse . . . . Il me semble donc abusif de considérer comme des excitants ou des catalyseurs des agents dont l'action ne se manifeste que si ils ont été éliminés et après qu'ils ont été éliminés.«

Si, dans mes expériences initiales (4) l'isotonie calculée excluait le rôle indéfinissable des Ions spécifiques, le principe de la déshydratation ne saurait s'accommoder d'une action à distance telle que la définit Delage dans sa critique. Que les effets de la plasmolyse sur l'œuf fécondé persistent après le retour dans l'eau ordinaire, assez pour gêner l'évolution et engendrer les troubles que j'ai décrits ailleurs; qu'une plasmolyse accusée, exagérée peut-être, de l'œuf vierge soit compatible avec un équilibre secondaire adéquat, réalisé à un moment précis quand le matériel est sorti du milieu anormal: je suis loin de le contester.

Mais, s'il s'agit réellement d'un état osmotique optimum, on doit trouver, pour les solutions les plus inoffensives, un titre tel que ces solutions aient un effet direct, que leur contact permanent mette l'œuf en mouvement, alors qu'une immersion momentanée serait infructueuse.

C'est ce qu'a fait Loeb (33) en 1900 pour ses œufs d'*Arbacia*, puis (34) pour ceux de *Chætopterus* en abaissant la concentration de ses milieux habituels. Et il n'y a rien là d'exceptionnel; nous verrons en effet que, dans toutes ses opérations du début, telles qu'elles ont été reprises par Wilson (45), le séjour dans la solution coïncide avec des mouvements plasmatiques très précis[1]).

Mais les faits que j'ai rapportés au sujet des œufs de *Petromyzon*, la mise en activité, à intervalles successifs, des œufs du même stock, grâce à une augmentation progressive et légère de la pression du

[1]) La même remarque s'applique aux ions Ca dans les recherches de Loeb sur *Amphitrite*: »Il n'est pas nécessaire de reporter les œufs dans l'eau de mer; ils se développent dans la solution en larves nageantes.«

milieu extérieur; le fait complémentaire qu'en empêchant son hydratation on garde le matériel fécondable au bout de 5 ou 6 jours: tout cet ensemble d'observations et d'expériences met bien en évidence la variation physique initiale.

A propos du rôle des agents extérieurs, déshydratation schématique par équilibre des pressions osmotiques, et tactismes spécifiques pour lesquels j'émets l'hypothèse d'une contraction, il est bon d'enregistrer un parallélisme avec les processus de fécondation. Le noyau spermatique réalise le premier phénomène: il se gonfle; et, comme l'a fait remarquer DELAGE lui-même (12) ce gonflement implique une soustraction d'eau portant sur le plasma. Mais nous ne trouvons pas là la raison d'un changement de forme ou de volume de l'œuf. Et pourtant, ce changement saute aux yeux dans bien des cas (*Ascaris*, Lamproie entre autres): sur ce dernier type, la contraction peut être suivie parce qu'elle est progressive et affecte une certaine allure. L'oeuf accuse une activité propre: et cette activité, nous la dégageons sur l'œuf vierge lui-même soumis à l'influence des solutions plasmolysantes. Plus ou moins tôt, plus ou moins tard, amené par le milieu au tonus convenable, il se contracte, contribuant par une manifestation propre actuellement indéfinissable à l'établissement d'une hypertonie optima. Je ne considère, bien entendu, que la mise en branle. Le tonus plasmatique obtenu par soustraction diffère de celui que réalise l'addition spermatique. D'autre part, les rapports osmotiques d'une ébauche en développement varient certainement. Il suffit de considérer chez les Amphibiens les changements de taille et de turgescence à la gastrulation, à la formation des bourrelets médullaires etc. La concentration du milieu extérieur, supposée adéquate au mouvement initial, peut être impropre à la différenciation. Il faut tenir compte aussi d'une action surajoutée: l'action spécifique plus ou moins délétère d'une solution en contact prolongé avec le plasma [1]).

[1]) Ce point exige une remarque. DELAGE (Année Biologique. 1901. p. 51), examinant avec beaucoup de bienveillance mon travail sur la tératogénèse provoquée par les solutions salines ou sucrées, fait une réserve: »Mais il (BATAILLON) nous semble aller bien loin quand il affirme que la nature du sel n'a aucune action: elle en a une sinon spécifique, morphogène, du moins nocive à des degrés variés.«

Or, j'ai écrit textuellement (Arch. f. Entw.-Mech. T. XIII. p. 628):

»Ce qu'il y a de spécifique, c'est l'arrêt plus ou moins brusque de l'évolution quand l'affaiblissement (au niveau d'une hernie vitelline par exemple) aboutit à

Ces indications, et celles que j'ai données antérieurement sur les oscillations de la Pression osmotique de l'œuf ne sont pas entièrement nouvelles; et il n'est que juste de rappeler, parmi les belles expériences de KLEBS (27), celles qui concernent les Parthénospores des Spirogyres.

Des filaments de *Spirogyra varians* en conjugaison sont immergés dans des solutions de sucre de canne à 6 %, de KN à 0,4 et 1 %. A cette dernière concentration paraissent répondre les meilleurs résultats.

Les gamètes se contractent isolément sans se fusionner; ils s'entourent d'une membrane et se transforment en Parthénospores qui ne diffèrent des zygotes que par la taille. Ces éléments reportés dans l'eau pure au bout de 14 jours germant et évoluant comme les gamètes conjugués, nous pouvons voir là le premier cas de parthénogénèse effective, et provoquée par des agents dont on a largement usé depuis. Mais KLEBS, par la seule analyse de ses opérations, est amené à tenir compte des variations de turgescence et à signaler les effets de la perte d'eau (Wasserentziehung). Cette perte d'eau, il la constate dans la conjugaison des protoplastes où il distingue les phases suivantes:

1°. Formation des prolongements copulateurs.

2°. Abaissement de la turgescence des éléments qui plasmolysent dans le sucre à 4—6 %, tandis que les cellules végétatives exigent 10 %.

3°. Contraction successive des protoplastes (jedenfalls bewirkt durch eine Ausstoßung von Wasser).

4°. Dissolution de la cloison transversale.

5°. Transport du protoplaste mâle.

6°. Fusion.

---

la mort.« Suivent les différences constatées entre $KAzO^3$, NaBr, NaCl, et enfin ma conclusion:

»Mon avis est que la semi-perméabilité s'effaçant sur une certaine zône. la régression de la plasmolyse, avec pénétration des molécules dissoutes, peut modifier rapidement les relations intimes des parties saines et produire une destruction plus ou moins brusque, suivant les qualités chimiques du matériel utilisé.«

J'ai donc toujours partagé la manière de voir de DELAGE. Les solutions considérées, soit comme agents tératogènes, soit comme facteurs parthénogénésiques, interviennent »par leur Pression osmotique«. J'ajoute qu'elles agissent »sur la Pression osmotique du milieu intérieur«; ce qui n'exclut pas des altérations plus ou moins rapides, et qui resteraient à définir dans chaque cas particulier.

C'est entre les stades 2 et 3 que ses opérations de parthénogénèse réussissent le mieux. Et si, au stade 2, la solution à 0,4 de KN ramène les gamètes à l'allure végétative, une concentration plus forte, 1%, »eine starke Wasserentziehung«, donne en abondance les Parthénospores.

Dans ces expériences de KLEBS, le développement ultérieur était suivi dans l'eau pure. L'action directe du milieu artificiel n'en reste pas moins incontestable: les éléments se contractant, différenciant leurs enveloppes, et subissant dans la solution toutes les modifications internes qui les conduisent à l'état de zygotes réduits.

Ces faits sont généralement négligés dans la bibliographie: je leur devais une place dans une interprétation physique avec laquelle ils cadrent strictement.

Sur le terrain morphologique, les premiers résultats de DELAGE (11) semblaient apporter un point d'appui solide. Les agents parthénogénésiques auraient placé les œufs d'astéries dans les conditions de la parthénogénèse naturelle en empêchant l'émission du 2me globule polaire. Le dogme de la permanence du nombre des chromosomes sortant intact de l'épreuve des faits nouveaux, le biologiste retombait encore une fois dans son rôle de contemplateur, ébloui par la régularité géométrique des mouvements du substratum héréditaire. DELAGE, d'après la statistique et l'observation individuelle des œufs dans ses dernières expériences, conclut que l'évolution réussit également bien, soit sans émission, soit avec un ou deux globules. »Ainsi, dit-il, ne s'applique pas à l'agent CO^2 l'idée émise par moi l'année dernière . . .«

Les formes sur lesquelles on a pu tenir compte de l'émission sont peu nombreuses; et, sur celles que j'ai eues entre les mains, l'étude est tellement délicate que jusqu'ici j'ai hésité à l'entreprendre. Raison de plus pour ne négliger aucun des résultats obtenus par autrui.

Ceux de KOSTANECKI (28), sur Mactra stultorum, demandent un examen attentif. KOSTANECKI use des milieux extérieurs hypertoniques sur un type où l'émission des globules polaires n'a lieu qu'après l'imprégnation . . . Les œufs vierges, abandonnés à l'eau pure, peuvent être observés pendant 6 ou 7 heures sans montrer ni globules, ni changements quelconques dans la vésicule germinative. Dans l'eau de mer concentrée ou additionnée de KCl, on suit tous les détails de l'émission: disparition de la membrane nucléaire, figures dicentriques etc. . . . exactement comme après la péné-

tration du spermatozoïde. Ici donc, pas plus que dans mes propres expériences, les agents employés ne sauraient être considérés comme des »poisons temporaires«. C'est un premier point à consigner.

Mais en voici un autre. Avec une concentration forte, on obtient la division avec un seul globule ou pas de globule du tout: il y a quelquefois des figures pluripolaires. Tout ceci cadre bien avec mon interprétation et jusque dans le détail. D'autre fois, les deux globules sont émis.

Les divers degrés d'élimination pourraient bien être en rapport avec la concentration ou la durée de contact avec des solutions trop fortes. Et si dans ces expériences il n'est tenu aucun compte de la pression osmotique des milieux utilisés, leur critique détaillée n'en serait que plus suggestive en ce qui touche l'interprétation des différences (telle la segmentation sans globules dans NaCl ou $CaCl^2$). En tout cas, et c'est ma deuxième remarque, l'inhibition du deuxième globule polaire n'est pas un repère acceptable: l'idée qui »ne s'applique pas à l'agent CO^2« ne s'applique pas davantage aux solutions hypertoniques.

Comme je l'ai déjà suggéré au début de ce travail, le physiologiste n'a pas à regretter une combinaison invariable d'éléments nucléaires figurés, qui serait pour lui une pierre d'achoppement. En attendant que les évolutions parthénogénésiques les plus heureuses apportent leur contingent aux graves problèmes de l'hérédité, que nous soyons fixés, si possible, sur la métamorphose et la destinée des vigoureuses larves carboniques de DELAGE[1]), les segmentations limitées nous heurtent à une sorte de question préalable qui se pose dans tous les cas. Quand un œuf entre en activité et s'émiette en blastomères, il doit réaliser et il y a lieu de rechercher chez lui les conditions de toute cytodiérèse.

Ici, il faudrait réunir bien des données éparses et je ne puis le faire que d'une façon très succincte, mon but étant de dégager une simple indication.

Tablons sur les seuls phénomènes physiques de la division cellulaire. Ils ressortent des études de v. ERLANGER (16)

[1]) Pendant l'impression de ce mémoire, DELAGE (49) nous apprend qu'au bout de trois mois ses Brachiolaria, munies d'appendices adhésifs puissants et d'un appareil aquifère bien développé, dégagent le bouclier dorsal de l'Astérie avec les échancrures correspondant aux bras. Il se demande si ces larves franchiront la métamorphose. En tout cas »l'Astérie, dit-il, est dessinée avec tous ses organes essentiels«.

et Rhumbler (40) pour ne citer que les plus récentes, des expériences de Fischel sur les œufs d'Echinodermes colorés sur le vivant et en pleine segmentation au Neutralrot ou au Brun Bismarck (17); de la courbe de la Pression mitosique (Reinke, 39) qui atteint son maximum à la métaphase pour retomber ensuite brusquement. Dans la prophase, on peut admettre qu'une concentration maxima, une saturation portant d'abord sur les enclaves (sphère et noyau) puis sur le cytoplasma, amène successivement des territoires définis à un état d'inertie. Les inclusions enchylémateuses, puis chromatiques, sont livrées au libre jeu des lois de l'osmose. La saturation, liée vraisemblablement à une nutrition troublée, rendrait compte à la fois, de la turgescence du noyau, de la disparition de sa membrane et de la dislocation de sa charpente, phénomène de Karyolyse qui rappelle l'histolyse et la destruction asphyxique des membranes cellulaires (voir les expériences de Loeb et Budgett, 31).

A la fin de la Métaphase pendant laquelle la paroi cellulaire, devenue à son tour plus perméable, accuse le maximum de turgescence, l'afflux des liquides extérieurs a ramené des conditions meilleures: de là la contraction qui correspond à la chute de la courbe de Reinke. La cellule redevient active et les phénomènes ultérieurs (transport des anses jumelles, étranglement protoplasmique) sont intelligibles. Avec la seule considération de l'osmose au niveau des centres, les deux mouvements successifs de la chromatine, condensation en une plaque équatoriale, reflux vers les pôles, resteront toujours assez obscurs.

Partant de là, on peut admettre que les facteurs parthénogénésiques comme l'addition spermatique réalisent directement ou indirectement les conditions de saturation qui sont celles de toute cinèse cellulaire.

Quand l'action est secondaire, comme dans la Parthénogénèse carbonique (à laquelle je suis porté à rattacher les effets de la chaleur) il est permis de se demander si les mouvements nucléaires préalables à la division ne seraient pas directement favorisés par les troubles nutritifs sans l'intermédiaire de l'hypertonie. Les expériences de Godlewski (20) sur les œufs d'Amphibiens ont montré combien il est difficile de réaliser sûrement à l'origine d'un développement l'asphyxie complète et certaine par défaut d'oxygène. Aussi, le meilleur argument contre une interprétation immédiate par l'asphyxie se trouve pour moi, non pas dans l'expérience de l'eau bouillie de Delage (13)

mais bien: 1° dans l'immobilité constatée du noyau sous l'action du milieu anormal, 2° dans le fait que les œufs dont la vésicule germinative est intacte ou le pronucleus au repos, sont réfractaires au traitement.

Reste, comme le souligne à bon droit le même savant, le retour à l'eau de mer normale.

Conclusions. Je crois avoir suffisamment montré:

1°. Que les belles expériences récemment exécutées ne sauraient ébranler l'idée d'une oscillation physique du plasma ovulaire intéressant à la fois la maturation, la fécondation, et la parthénogénèse (voir mon mémoire de 1901 Arch. f. Entw.-Mech. T. XIII. p. 640—650).

2°. Que les solutions salines ou sucrées n'interviennent pas seulement dans la segmentation provoquée comme poisons temporaires.

3°. Que si, dans bien des cas, leur action directe schématise à nos yeux la déshydratation de l'œuf, ce changement peut relever partiellement ou totalement d'un autre facteur.

4°. Qu'en attendant mieux ou davantage, la réalisation d'une certaine hypertonie parait être le principe initial de la plupart de ces évolutions provoquées.

5°. Que cette condition domine les expériences en apparence les plus disparates, les résultats complets ou partiels, en posant partout, à l'origine, le simple problème de la division.

Remarque. Le phénomène auquel je donne une portée générale est interne. Rattaché aux facteurs externes par l'action des milieux hypertoniques, appuyé sur les mouvements consécutifs à l'imprégnation, il n'exclut aucun tactisme (éléments chimiques en solution hypertonique, isotonique ou hypotonique, température, radiation, frottement etc. . .); il n'exclut aucune hypothèse, pas même l'idée des catalyseurs spécifiques, qui traduit simplement la réceptivité inégale des matériaux, sans viser une modification précise.

2°. Les degrés dans l'Evolution parthénogénésique (Vertébrés et Echinodermes).

Au point de vue des résultats pris en bloc, les expériences que j'ai décrites dans les deux premières parties de ce mémoire, diffèrent essentiellement de celles de Loeb et de Delage. Quels que soient les artifices employés, passages alternatifs par l'eau ordinaire et par les solutions faibles, coups de chaleur répétés, déconcentration progressive du milieu, je n'ai pu dépasser chez les Amphibiens un cer-

tain émiettement, un stade blastulaire peu précis, avec une cavité de segmentation irrégulière portant à son plancher une simple masse vitelline indivise et plurinucléée. Chez la Lamproie, les blastules sont mieux définies: le toît a des éléments fins; mais le pôle inférieur est segmenté quoique ses cellules soient moins nombreuses.

Or, même chez cette forme, l'évolution s'arrête. Si l'on sort de la concentration optima pour augmenter la plasmolyse, la segmentation ne progresse pas; si l'on en sort pour l'abaisser, les ébauches entrent en régression. Les moyens dont j'ai disposé ne donnent donc rien de comparable aux larves nageantes d'Echinodermes et d'Annélides.

Est-ce une raison pour séparer les deux groupes de phénomènes? On pourrait rappeler ici les premiers résultats des frères Hertwig (24 et 25) et surtout ceux de Morgan (36) antérieurs à la découverte de Loeb sur les mêmes types. Qui songerait aujourd'hui à contester une parenté entre les segmentations obtenues par Morgan sur les œufs d'*Arbacia* et de *Chætopterus*, et les larves parfaites fournies par des procédés semblables au fond?

Mais un tel argument impliquerait l'espoir d'arriver, par des modifications de la technique, à l'évolution complète des œufs de *Rana* ou de *Petromyzon*. Or, si cet espoir peut être conservé, j'ai la conviction que, quel que soit l'agent extérieur mis en cause, cet agent devra régler la mécanique des mouvements plasmatiques avec une précision que nos expériences actuelles n'atteignent pas. La difficulté tient visiblement à la taille de l'œuf, à sa structure plus complexe, à la lenteur de l'évolution: et cette difficulté, rien ne prouve que nous puissions la vaincre.

L'étude cytologique que j'ai tentée doit donc être comparée à celle des œufs vierges d'Echinodermes. Il ne s'agit pas seulement de dégager les mouvements primordiaux qui attestent dans tous les cas une activité interne de même ordre, mais d'insister encore sur les différences. Car, si une distinction nominale nous importe peu, il y aurait un intérêt réel à trouver, dans ces différences, au moins une raison morphologique de l'imperfection et de la fragilité de nos ébauches.

Les œufs de *Toxopneustes* sont transparents, ce qui permet à Wilson (45) de suivre sur le vivant les mouvements cytoplasmiques et nucléaires. Cet examen, impossible sur un matériel comme le mien, apporte un argument nouveau à l'action directe des solutions déshydratantes. Il s'agit de l'immersion momentanée conforme aux

indications de LOEB. Dans les solutions actives, fortes ou faibles, on voit se développer un système de radiations périnucléaires antérieur aux asters de division proprement dits. Cette radiation, très étendue d'abord, se réduit et s'efface progressivement; et WILSON voit là le stade le plus propice au retour du matériel à l'eau ordinaire. Par conséquent, toutes les expériences du genre de celles de LOEB sont passibles du principe de l'action directe, aussi bien que celles de KOSTANECKI ou les miennes (voir le chapitre précédent).

Interviennent ensuite ces asters plus ou moins nombreux, déja vus par MORGAN, et décrits par lui sous le nom d'astrosphères artificielles. Ces condensations hyaloplasmiques, qu'elles apparaissent au contact du noyau (asters de division), ou irrégulièrement disséminées dans le plasma (cytasters), ont la même signification. Elles ont un centre susceptible de division. Et WILSON distingue deux types d'évolution: l'un dans lequel il ne se développe au début que deux asters, et pour lequel la segmentation en 2 et en 4 est assez régulière; l'autre, qui présente plus de deux asters initiaux, et alors le clivage n'intervient ordinairement qu'après un certain nombre de divisions nucléaires; des cytasters sans connexion avec les noyaux peuvent du reste opérer comme centres de clivage. Le premier type évolutif correspond aux solutions faibles, le deuxième aux solutions fortes.

Ces deux types, je les retrouve nettement tant chez les Amphibiens que chez la Lamproie, avec le cas extrême où asters et noyaux s'émiettent sans clivage à aucun stade. Et, malgré les variations d'œuf à œuf dans un même stock, le retard ou la suppression des cloisonnements avec cinèse de la chromatine et des asters correspond normalement aux concentrations les plus fortes. Ici encore, on observe, au moins chez les Amphibiens, les cytoblastomères sans noyaux dont j'ai parlé antérieurement.

Je n'ai point assisté à la division des premiers asters, et j'ai même négligé complètement jusqu'ici l'examen des œufs d'Amphibiens avant l'apparition des premiers sillons. Certains cas favorables m'ont présenté 2 ou 4 segments égaux munis chacun d'un centre unique de radiation. Dans ce hyaloplasme, je n'ai jamais pu délimiter de corpuscule comparable au centrosome.

Mais les cas de division égale que je viens de rappeler diffèrent encore du premier groupe de WILSON, au moins sur les nombreuses séries que j'ai exécutées. Il y a bien concordance des résultats

en ce qui concerne les sphères[1]); il n'en est plus de même pour ce qui regarde la substance chromatique. Entre les sphères conjuguées, cette substance n'est jamais distribuée à l'origine suivant les figures classiques de la métaphase et de l'anaphase. Sa répartition symétrique dans les divisions me parait troublée dès les premières cinèses: la charpente se disloque et, sous l'action des centres, elle s'étrangle en deux masses distinctes avant d'avoir subi la fragmentation précise d'une Karyokinèse normale.

WILSON aperçoit l'importance capitale de la répartition des chromosomes. S'il y a plus de deux asters dans l'aire nucléaire, le résultat est une figure pluripolaire: et il est fort possible que ces divisions troublées correspondent à des ébauches incapables d'évolution complète. Le problème se pose à plus forte raison pour des étranglements irréguliers comme celui dont il vient d'être question.

Ultérieurement apparaissent les figures connues, un peu plus-tôt relativement chez la Lamproie, un peu plus-tard chez la Grenouille; mais avec une telle prédominance du type pluripolaire que, même avec les belles cinèses de *Petromyzon*, nous sortons évidemment encore de la première catégorie de WILSON, celle qu'on peut qualifier de normale.

La substance chromatique est envisagée par cet auteur comme une substance fluide susceptible d'être absorbée ou rejetée par le substratum achromatique de plastine ou de linine, de refluer d'un point du noyau sur un autre. Cette interprétation, basée sur les deux modes de formation des chromosomes chez les œufs vierges de *Toxopneustes* (45), apparait comme la seule conciliable avec l'élaboration telle que je l'ai admise dans ce travail et telle que je l'avais décrite antérieurement dans le blastoderme normal des Poissons osseux (Arch. de Zool. Exp^{le}. et Gén^{le}. T. 5. 1897. p. 302 et 303).

Réduite à la formule de WILSON, l'hypothèse laisse intacte la question du substratum et de l'individualité des chromosomes. Dans mes figures les plus nettes et les plus régulières (au moins chez *Rana fusca*) le nombre des segments m'a paru inférieur à la normale, mais ces figures sont rares chez la Grenouille, et la taille des

[1]) Quand je parle de sphères, d'astrosphères, d'asters, de cytasters, il ne saurait y avoir aucune ambiguité malgré la diversité des terminologies. Il s'agit là de tout un ensemble (Centroplasma de VEJDOVSKY et MRÁZEK, 53, Archiplasma de BOVERI, 48) dont les transformations ne pouvaient être suivies en détail sur mes matériaux. Les corpuscules limités auxquels je réserve avec la plupart des cytologistes la dénomination de centrosomes et que je n'ai pu mettre en évidence sont les centrioles de BOVERI.

noyaux, au repos, ou en mouvement, est tellement variable qu'il m'est impossible d'émettre une idée, soit sur la régulation ou la non-régulation, soit sur cette doctrine de l'individualité. La régulation du nombre soutenue par Delage est combattue par Wilson et Boveri. Il s'agit d'un fait; et mon matériel ne me permet aucunement de le préciser. Quant à la doctrine de Boveri, elle demande à être établie: qu'elle garde sa forme exclusive ou qu'elle s'assouplisse, elle encadre solidement comme on le verra une condition essentielle du développement.

Je relève donc un fait général dans mes deux types de segmentation parthénogénésique, un fait qui les sépare des évolutions de Wilson. Il n'y a pas, dans les conditions où je me suis placé, de mitoses équilibrées originelles; si ces mitoses équilibrées se rencontrent plus-tard, elles sont exceptionnelles, et rien ne prouve que leur masse chromatique répartie également en apparence soit typique. Les figures de division sont déséquilibrées par un processus qui n'est pas fatalement la pluripolarité. En dehors de ce facteur, il en est un autre qui peut se superposer à lui ou intervenir seul à toutes les étapes de l'émiettement: c'est un anachronisme entre la Sphérokinèse et la Karyokinèse, anachronisme que je me contente de constater sans pouvoir en donner le déterminisme.

Sur les conséquences du défaut d'équilibre dans les mitoses pluripolaires, Boveri (8) a récemment insisté en affirmant à nouveau sa thèse de l'individualité des chromosomes. Il analyse les effets de la dispermie. On sait, depuis les recherches de Driesch (15) que le développement s'arrête en pareil cas au stade blastulaire. Or, Boveri constate que, chez l'Oursin, l'évolution peut dépasser ces stéréoblastulas.

Certaines zônes plutéennes, différant par la taille et le nombre des noyaux, des altérations localisées sur un ou deux quadrants de blastules, sont interprétées comme l'évolution en mosaïque de segments inéquivalents au point de vue du matériel chromatique. L'inéquivalence aurait son origine dans la répartition inégale des chromosomes sur la figure initiale tripolaire ou tétrapolaire. Les blastomères ainsi formés peuvent être dissociés par la méthode de Herbst (22), et alors les produits montrent des variations individuelles très-prononcées. Un calcul de probabilités intervient ici. Le groupe des chromosomes de chaque pronucleus représentant le minimum néces-

saire à la représentation des caractères spécifiques, et 3 pronuclei jetant au hasard leurs éléments sur une figure tripolaire ou tétrapolaire, combien y a-t-il de chances pour que chaque cellule contienne tous les représentants indispensables? Et BOVERI trouve, dans la proportion de Plutei, dans leur état de perfection, une confirmation (bien approximative!) de son hypothèse. La confirmation, je ne l'aperçois pas dans ses expériences de dissociation (procédé de HERBST), les seules qui sembleraient devoir être significatives. L'emploi de la méthode des statistiques et du calcul des probabilités pour confirmer un rapport entre des variations mal définies, très irrégulières, et des éléments inaccessibles revêtus chacun arbitrairement de qualités aussi spéciales qu'imprécises, parait sujet à caution.

Au reste, la question de l'individualité ne se trouve réellement visée et d'une façon indirecte qu'au paragraphe 6, où l'auteur veut éliminer l'influence de la masse. Mais suffit-il de montrer:

1°. que le nombre initial de chromosomes n'est pas forcément fixe en invoquant les expériences de mérogonie ou de parthénogénèse expérimentale?

2°. que l'inégalité du nombre, dans les blastomères initiaux, est compatible avec quelques rares développements?

Considérons la masse nucléaire au seul point de vue influence régulatrice. En mérogonie, la fécondation, apportant par exemple le seul noyau spermatique dans un demi-territoire plasmatique énucléé, fournit encore le minimum indispensable.

En parthénogénèse expérimentale, un équilibre physique nouveau pourra suppléer d'une façon parfaite ou imparfaite, stable ou instable à l'insuffisance de la masse chromatique.

Dans les cas de croisement, la réussite impliquera précisément un rapport osmotique renfermé dans de certaines limites.

J'ajoute que les stéréomorulas éphébogénésiques de RAWITZ (38) sont difficiles à comprendre dans l'hypothèse de BOVERI. Comment l'œuf entier, privé de son pronucleus et mis en mouvement par le seul noyau mâle s'arrête-t-il dans son évolution, après avoir émietté sa chromatine en granules imperceptibles sur de nombreux éléments? Il semble bien que le matériel figuré, considéré par BOVERI comme indispensable, doive réaliser d'autres conditions. Il faut tenir compte d'un rapport avec le plasma: Et il ne s'agit pas ici d'un rapport direct de masses comme le suppose RAWITZ, mais d'un équilibre général, dans lequel la chromatine est solidaire de son milieu.

Mais, par cette analyse délicate, Boveri a mis en évidence le rôle indiscutable du noyau en morphogénèse. Et si une vue doctrinale laisse une empreinte trop profonde sur l'interprétation des faits, les considérations développées dans la partie générale du mémoire sont éminemment suggestives.

L'action pathogène des mitoses pluripolaires parait bien établie. Il n'en est pas de même de l'individualité des chromosomes. En reportant en bloc sur le matériel chromatique le rôle réparti par Boveri sur des unités distinctes, nous pouvons admettre:

1°. Que les processus initiaux, jusqu'à un certain stade, sont largement indépendants de la qualité de la substance nucléaire;

2°. Qu'à partir d'un certain stade (lequel peut varier suivant les types), le spermatozoïde intervient en tant que noyau dans les processus d'évolution normale, au même titre que le pronucleus femelle;

3°. Que son intervention s'accuse dans les expériences de croisement, sur le squelette, sur la masse et la répartition du pigment, sur le nombre des cellules mésenchymateuses etc. . . . tandis que les premiers stades répondent au type maternel pur;

4°. Que le noyau est »porteur de l'hérédité« en tant que facteur indispensable de la différenciation histologique.

A ce propos, je puis rappeler nombre d'observations antérieures qui parlent dans le même sens.

D'abord, l'hybridité mérogonique obtenue par le même Boveri (7) dès 1889 en introduisant le spermatozoïde d'*Echinus microtuberculatus* dans des fragments non nucléés d'œufs de *Sphaerechinus granularis*. Les premières divisions répondant au type maternel, le Pluteus était construit exactement sur le type paternel.

Heron Royer (cité d'après Giard), en 1883, obtient également des hybrides Batraciens répondant au type mâle en croisant la femelle de *Pelobates fuscus* avec le mâle de *Rana fusca*, ou la femelle de *Bufo vulgaris* avec le mâle de *Bufo calamita*. Pour cet exemple, comme pour les hybrides de Fraisiers qui fixent héréditairement le type mâle, on peut admettre avec Giard (19) une dégénérescence du pronucleus femelle. En tout cas, ces faits font tous ressortir l'influence morphogène du noyau, à partir d'un certain stade; et, si on les combine avec ceux de Boveri, ce stade parait assez précoce.

Les observations d'Heron Royer nous ramènent, par les combinaisons anormales du matériel nucléaire, aux mitoses incompatibles

avec le développement. La plupart des produits du croisement (les vrais hybrides pour GIARD, 19) mouraient à un stade voisin de la gastrulation, à cause de la dissemblance trop accusée des noyaux.

J'ai signalé moi-même, il y a quelques années (3) des tentatives de croisement sur divers Poissons osseux; et là encore, si la segmentation était de règle, l'évolution parfaite était exceptionelle. J'ai insisté à cette époque sur un retard qui cadre avec tout ce que nous savons aujourd'hui des développements abortifs.

Enfin, dans un mémoire récent (5), j'ai décrit les différenciations rudimentaires subies par les œufs immatures fécondés chez *Rana fusca*, différenciations régulièrement enrayées avant la gastrulation ou vers la gastrulation. Les divers cas n'ont pas été suffisamment scrutés au point de vue cytologique; mais il est assez curieux de relever encore les mitoses pluripolaires chez les ébauches les plus anormales où le clivage fait défaut. Ces troubles de la cinèse nucléaire n'ont-ils pas leur signification à côté des conditions physiques que j'ai considérées? L'hypothèse est vraisemblable; on peut même raisonnablement supposer un lien entre les deux facteurs.

Ainsi, nous avons à tenir compte, dans l'ontogénèse, d'un élément difficilement accessible aux méthodes actuelles de la Chimie physiologique. Avec BOVERI, je crois que les processus initiaux sont largement indépendants de la qualité de la substance nucléaire; qu'à partir d'un certain moment, un stock chromatique spécial est indispensable à l'évolution. Et si je ne parle pas comme lui de chromosomes déterminés pour représenter les diverses particularités spécifiques et individuelles, c'est uniquement parce que sa démonstration me parait insuffisante.

La démarcation n'en reste pas moins précise. L'équilibre général de l'ébauche exige tout à la fois une composition définie du substratum nucléaire et sa distribution parfaite dans la série des mitoses. Cet équilibre n'est point indispensable aux différenciations les plus primitives et les plus simples. Les rapports de polarité et de bilatéralité, les monstruosités en relation avec les axes, les larves doubles ou multiples, les stéréoblastulas résultant d'un fragment du pôle animal, relèvent de la composition du protoplasma, d'altérations ou d'insuffisance protoplasmiques. C'est la Promorphologie de BOVERI. Sur cette forme générale, sur ce cadre plasmatique, le noyau brode ultérieurement en tant que facteur essentiel de la spécificité.

J'ai paraphrasé, dans les quelques lignes qui précèdent, les

paroles mêmes du savant biologiste, pour bien marquer la limite entre deux champs qui nous sont très inégalement accessibles.

Tant qu'il n'y a pas différenciation histologique, tout se ramène à la nutrition, à la division cellulaire, et ces mouvements primordiaux sont tributaires de conditions modifiables. Quand la spécificité élémentaire intervient, les choses se compliquent et les ressources expérimentales nous manquent. Pour que la forme se construise, il faut que la machine, mise en mouvement, se prête, le moment venu, à la différenciation. Qu'arrivera-t-il si la base est déséquilibrée, si la promorphologie, dirigée par un tactisme brutal et non approprié, aboutit à un cadre irrégulier et fragile, inapte à des localisations coordonnées aussi délicates que précises?

Il arrivera ce qui arrive à nos ébauches parthénogénésiques de *Rana* ou de *Petromyzon*.

L'activité vitale qu'elles révèlent est déviée et intéressante à rapprocher de celle qui prélude à une morphogénèse vraie. Les particularités bizarres que j'ai décrites appartiennent à la mécanique de la division cellulaire au même titre que les mitoses pathologiques décrites dans les Néoformations ou sous l'influence de certains poisons. Chez la Lamproie, en particulier, je trouve en abondance des anomalies connues de la cinèse et mes figures semblent calquées sur celles de Galeotti pour le cancer humain (voir ces figures de Galeotti, 18, en Wilson: The Cell in Development and Inheritance. p. 68).

Les mouvements de la chromatine ont souvent chez la Grenouille une allure plus fantastique: mais ceux des sphères montrent qu'il y a là une simple question de degré.

Est-ce à dire que je voie dans la déséquilibration des cinèses l'explication de l'arrêt? Evidemment non. Mon attention se trouve appelée par les faits sur une condition de l'ontogénèse; mais les résultats directs de la déséquilibration m'échappent comme son origine.

J'ignore également la raison d'un anachronisme qui, malgré l'action des centres, nous ramène presque aux obscurités de la division directe.

A un autre point de vue, si l'avortement des ébauches me parait fatal, la simple inspection des figures trahit une supériorité des résultats chez la Lamproie. Il est fort possible qu'une technique plus adéquate fournisse dès l'origine la cinèse irréprochable, nécessaire (jusqu'à plus ample informé) au développement normal. Mais, si mon

principe est exact, une harmonie parfaite entre les conditions physico-chimiques des milieux (milieu intérieur et milieu extérieur) devra préserver le rythme des clivages contre une invasion ultérieure des mitoses monstrueuses. C'est là que j'aperçois la plus grande difficulté.

Et ceci me ramène à la période initiale, à cette conception lumineuse d'une Promorphologie qui semble limiter l'intervention expérimentale, mais qui en précise la portée. Il ne s'agit pas pour moi d'un fossé infranchissable séparant deux domaines. Dans deux groupes très éloignés de celui qu'ont étudié Driesch et Boveri, je suis bien arrêté encore sur des Stéréoblastulas. Mais s'il y a des degrés dans les actions provoquées, des degrés dans les anomalies et dans la proportion de ces anomalies, on conçoit que le stade d'arrêt puisse être variable avec le milieu extérieur, variable avec les divers plasmas spécifiques, variable aussi sur les divers points d'une même ébauche.

Une réserve nouvelle vient ici s'ajouter à celles que j'ai faites sur l'hypothèse de l'individualité des chromosomes. Je ne dis pas comme Boveri que, sur le cadre plasmatique, le noyau »brode tout ce qui est spécifique« mais simplement qu'il brode en tant que facteur indispensable de la spécificité.

La Promorphologie n'a donc que des limites théoriques: c'est la phase d'élaboration, d'accroissement et de division simple; c'est la différenciation anatomique de Delage opposée à la différenciation histologique (10). Car cette dernière implique des métabolies élémentaires complexes. L'intervention expérimentale s'exerce largement en Promorphologie; en Métamorphologie, elle se heurte à un travail des enclaves qu'il est difficile d'atteindre directement.

Conclusions. 1°. Il y a identité entre les processus primordiaux de l'évolution parthénogénétique, qu'on la considère chez les Vertébrés inférieurs ou chez les Echinodermes. Le point de départ est toujours l'apparition des asters hyaloplasmiques. Ces asters sont des centres qui peuvent répartir la chromatine ou intervenir sans elle dans l'émiettement du plasma. Ces systèmes radiés ne montrent pas de centrosome; mais, comme chez *Toxopneustes*, rien ne distingue les asters de division (ceux qui agissent sur un noyau) des cytasters proprement dits.

2°. La différence entre mes résultats et ceux de Wilson porte moins sur les mouvements des sphères que sur les mouvements chromatiques. Dès le début, les Karyokinèses sont déséquilibrées; et je fais intervenir ici un facteur

autre que la pluripolarité des figures: l'attraction des centres partage sans précision le matériel nucléaire, et l'entraîne avant qu'il ait subi son travail normal d'élaboration. Cet anachronisme, desastreux pour l'ébauche, même en l'absence de centres surnuméraires initiaux, se complique souvent de la présence d'asters multiples. En tout cas, on observe dans la pleine division une véritable épidémie de figures pluripolaires plus précises chez la Lamproie, bien que chez la Grenouille on trouve même des fuseaux simples typiques.

3°. J'aperçois (comme Wilson et Boveri) un rapport entre l'arrêt de telles évolutions et la répartition anormale de la substance chromatique. Ce qui se rencontre fréquemment dans les expériences sur les Echinodermes devient la règle absolue pour mes essais sur les Amphibiens et les Cyclostomes.

Résumé.

1°. Les solutions salines ou sucrées que j'ai appliquées comme agents parthénogénésiques, soit aux œufs de Grenouille, soit aux œufs de Lamproie, ont une action directe. Cette action se ramène à une concentration du plasma qui peut être réalisée passivement et schématiquement en quelque sorte par une solution hypertonique, ou bien indirectement par un facteur déterminant une contraction active de l'œuf, ou bien enfin, par la combinaison des deux processus.

2°. L'évolution dans tous les cas est limitée. Elle aboutit au maximum chez *Rana fusca* à des blastulas imparfaites dont le toît seul est segmenté. Chez *Petromyzon Planeri*, on ne dépasse pas non plus le stade blastulaire: mais ici, la segmentation est totale dès l'origine.

3°. Sur les ébauches clivées, on constate que tous les éléments sont centrés. En plus de leur sphère hyaloplasmique, ils renferment toujours un noyau chez la Lamproie. Chez la Grenouille, ils sont également nucléés pour la plupart.

4°. Il y a des ébauches contenant un nombre d'asters supérieur à celui des segments. Sur d'autres apparaissent plusieurs asters sans qu'il y ait division en blastomères. Ces centres se multiplient activement, et le plasma rayonnant autour d'eux finit par dessiner de magnifiques constellations. Ils peuvent être en rapport avec les noyaux ou sans connexion avec eux. Nous pouvons donc distinguer avec Wilson des cytasters et des asters de division, ne différant les uns des autres ni par leur origine, ni par leur signification. Je n'ai pas observé de centrosomes.

5°. Les mouvements chromatiques sont moins parfaits chez la Grenouille que chez la Lamproie; mais au fond, les diverses allures sont comparables. Je distingue d'abord des Mitoses équilibrées, dans lesquelles la charpente nucléaire parait subir les élaborations normales de la prophase, avant de se répartir également sur deux pôles. Beaucoup plus nombreuses sont les Mitoses non équilibrées où la répartition inégale et en tout cas atypique de la chromatine relèverait de deux facteurs distincts: apparition de plus de deux centres dans une aire nucléaire, engendrant des figures pluripolaires; anachronisme entre la Karyokinèse et la Sphérokinèse. Malgré les mouvements réguliers des sphères, la cinèse peut être troublée, soit par l'une des conditions intervenant seule, soit par la combinaison des deux. Ce qui donne une allure plus irrégulière aux divisions chez la Grenouille, c'est uniquement la prédominance des déséquilibrations par anachronisme; tandis que, chez la Lamproie, la pluripolarité joue un rôle plus frappant avec une abondance de figures rappelant celles du Cancer. Mais, chez les deux formes, il y a des mitoses normales, au moins à partir d'un certain stade. Dans les segmentations du début, et dans l'évolution des œufs non clivés ou mal clivés, on relève constamment les cinèses anachrones, avec répartition inégale d'une charpente disloquée, mais non élaborée. Les différences de taille et d'allure entre les noyaux sont telles que je n'ai pu toucher à la question du nombre des Chromosomes.

6°. Sur les œufs de Grenouille, comme sur ceux d'Echinodermes étudiés par Wilson, des cytasters sans rapport avec les noyaux peuvent opérer comme centres de clivage et donner des Cytoblastomères qui paraissent incapables de division ultérieure.

7°. Les mouvements des centres et la précision des phénomènes karyokinétiques ne permettent pas d'encadrer ces faits dans le groupe mal défini des »fragmentations«. Je ne conteste pas une parenté possible entre les manifestations vitales dans les deux cas. Mais il faudrait, au préalable, établir entre la fragmentation et la division normale au moins un lien, sinon la filiation étroite que nous révèlent les segmentations parthénogénésiques.

8°. L'invasion des mitoses pluripolaires me parait comme à Wilson incompatible avec le développement normal. Le défaut d'équilibre qu'entrainent ces figures résulte ordinairement chez la Grenouille et souvent chez la Lamproie d'un autre facteur: l'anachronisme indiqué ci-dessus.

9°. Tous ces faits, qui par bien des côtés rappellent ceux de Wilson, m'amènent à trouver, dans les Mitoses non équilibrées, au moins une raison morphologique de l'incapacité de mes ébauches. Cette déséquilibration, qui s'observe accidentellement sur les œufs vierges d'Echinodermes, devient la règle absolue dans les expériences que j'ai faites. Et, parallèlement, on voit que les évolutions abortives sont aussi la règle absolue.

10°. L'arrêt du développement au stade blastulaire rappelle les stéréoblastulas d'Echinodermes obtenues par Driesch et Boveri avec les figures initiales pluripolaires consécutives à la polyspermie. Sans m'attacher au sens strict de la doctrine de l'individualité des chromosomes de Boveri, je suis amené à distinguer comme cet auteur deux phases dans une évolution: la Promorphologie, largement indépendante des qualités de la substance nucléaire; puis une Métamorphologie, qui implique des Métabolies élémentaires complexes, et dans laquelle le noyau intervient comme facteur essentiel de la transmission des caractères, soit spécifiques, soit individuels. Cette distinction a l'avantage de séparer deux domaines qui, au point de vue expérimental, nous sont très-inégalement accessibles. Les expériences antérieures montraient déjà qu'elle correspond à des faits. Elle ressort aussi clairement en parthénogénèse expérimentale, et me permet de mettre en place, à côté des développements larvaires complets, les ébauches imparfaites que j'ai obtenues.

De par les Mitoses non équilibrées, mes évolutions sont confinées dans les limites de la Promorphologie.

Zusammenfassung.

1) Die Salz- und Zuckerlösungen, deren ich mich als Parthenogenesis bewirkender Agentien sowohl bei Frosch- wie bei Cyclostomeneiern bedient habe, üben eine direkte Wirkung aus. Diese Wirkungsweise beruht auf einer Plasmakonzentration, welche entweder passiv und gewissermaßen schematisch durch eine hypertonische Lösung oder mehr indirekt durch einen aktive Kontraktion des Eies erzeugenden Faktor bewirkt werden kann, oder endlich durch eine Kombination beider Prozesse.

2) Die Entwicklung ist in allen Fällen eine beschränkte. Sie endet bei *Rana fusca* spätestens mit der Entstehung unvollständiger Blastulae, deren Dach allein gefurcht ist. Auch bei *Petromyzon Planeri* überschreitet sie das Blastulastadium nicht, doch ist hier die Furchung von Anfang an eine totale.

3) An den gefurchten Stadien kann man konstatieren, daß alle Elemente zentriert sind. Außer einer hyaloplasmatischen Zone enthalten sie beim Neunauge immer einen Kern. Beim Frosch sind sie ebenso in den meisten Fällen mit einem Kern ausgestattet.

4) Manche Keime enthalten eine größere Anzahl Strahlungen als Segmente. In andern treten mehrere solche Strahlungen auf, ohne daß es zur Segmentierung kommt. Diese Zentren vermehren sich aktiv, und das um sie strahlig angeordnete Plasma bildet schließlich ganz prächtige Strahlenfiguren. Dieselben können mit oder ohne Beziehung zu den Kernen bestehen. Wir können also mit WILSON Zellstrahlungen und Teilungsstrahlungen unterscheiden, welche sich voneinander aber weder in ihrer Entstehung noch in ihrer Bedeutung unterscheiden. Centrosomen konnte ich nicht beobachten.

5) Die Chromatinbewegungen sind beim Frosch weniger vollkommen als bei der Lamprete, doch lassen sich immerhin die verschiedenen Erscheinungsweisen vergleichen. Ich unterscheide zunächst Gleichgewichts-Mitosen, in denen das Kerngerüst die normalen Umwandlungen der Prophase zu erleiden scheint, bevor es sich gleichmäßig auf die beiden Pole verteilt. Viel zahlreicher sind die Mitosen ohne Gleichgewicht, bei denen die ungleiche und in allen Fällen atypische Verteilung des Chromatins von zwei Faktoren bedingt sein dürfte: Auftreten von mehr als zwei Zentren in einem Kernfelde, welches zu mehrpoligen Kernfiguren führt, gegenseitige Anachronismen im Eintritt der Karyokinese und Sphärokinese. Die Kinese kann trotz ungestörter Bewegung der Sphären durch das Auftreten des einen oder einer Kombination beider erwähnter Umstände eine Störung erfahren. Lediglich das Vorherrschen einer Gleichgewichtsstörung durch Anachronismus verleiht den Teilungen beim Frosch einen relativ unregelmäßigen Charakter, während bei dem Neunauge die Mehrpoligkeit auffälliger zutage tritt, indem gleichzeitig die große Menge der Teilungsfiguren an den Krebs (Carcinom) erinnert.

Bei beiden Tieren gibt es aber auch normale Teilungen, wenigstens von einem gewissen Stadium an. Bei den ersten Furchungsstadien und bei der Entwicklung schlecht oder gar nicht gefurchter Eier trifft man konstant mit Anachronismen behaftete Kinesen, bei denen ungleiche Verteilung des gelockerten, aber nicht ausgebauten Kerngerüstes stattfindet. Die Unterschiede in der Größe und dem sonstigen Verhalten der Kerne sind so groß, daß ich in die Frage nach der Anzahl der Chromosomen nicht eintreten konnte.

6) Bei den Froscheiern können, wie bei den von WILSON benutzten Echinodermeiern, Zellstrahlungen ohne Zusammenhang mit dem Kern als Teilungszentren wirken und zur Bildung von Cytoblastomeren führen, denen eine spätere Teilungsfähigkeit anscheinend nicht zukommt.

7) Die Bewegungen der Zentren und die Präzision der karyokinetischen Erscheinungen erlauben nicht ohne weiteres eine Einreihung der erwähnten Tatsachen in die schlecht begrenzte Gruppe der »Fragmentations«-Erscheinungen. Ich bestreite eine mögliche Verwandtschaft der vitalen Kundgebungen in den beiden Fällen zwar nicht, aber es müßte vorher wenigstens eine Verbindung zwischen der normalen Teilung und der Fragmentation nachgewiesen werden, wenn nicht die enge Verwandtschaft, welche uns die parthenogenetischen Teilungsvorgänge enthüllen.

8) Das massenhafte Auftreten mehrpoliger Mitosen erscheint mir mit WILSON als unverträglich mit der normalen Entwicklung. Die Gleichgewichtsstörungen, welche diese Figuren bedingen, ergeben sich gewöhnlich beim Frosch und oft beim Neunauge aus einem andern Faktor: dem oben erwähnten Anachronismus.

9) Alle diese Tatsachen, welche in vieler Beziehung an die von WILSON mitgeteilten erinnern, lassen mich in den Mitosen ohne Gleichgewicht einen morphologischen Grund der Untüchtigkeit meiner Eianlagen erblicken. Diese Gleichgewichtsstörungen, welche man gelegentlich auch an unbefruchteten Echinodermeneiern beobachtet, wurden bei meinen Versuchen zur ausnahmslosen Regel. Dementsprechend trat auch abortive Entwicklung ausnahmslos ein.

10) Der Entwicklungsstillstand im Blastulastadium erinnert an die Echinodermen-Stereoblastulae, welche DRIESCH und BOVERI mit anfänglichen mehrpoligen Teilungsfiguren infolge von Polyspermie erhielten. Ohne mich streng an die Individualitätslehre der Chromosomen von BOVERI anzuschließen, sehe ich mich doch mit diesem Autor genötigt, zwei Entwicklungsphasen zu unterscheiden, die Promorphologie, in großer Unabhängigkeit von den Eigenschaften der Kernsubstanz, und die Metamorphologie, welche komplizierte Umlagerungen der Elemente einschließt, und bei der der Kern als wichtiger Faktor für die Übertragung der Individuen- und Artcharaktere auftritt. Diese Unterscheidung hat den Vorteil, von vornherein zwei Gebiete zu trennen, welche für uns, vom Gesichtspunkt des Experiments aus, sehr verschiedene Zugänglichkeit besitzen. Die früheren Versuche zeigten bereits die Übereinstimmung dieser Unterscheidung mit den Tatsachen. Sie geht auch ganz klar aus den Versuchen über Parthenogenese hervor und erlaubt mir, meinen unvollendeten Anlagen ihren Platz anzuweisen und sie der vollständigen Entwicklung zu Larven an die Seite zu stellen. Durch die Mitosen ohne Gleichgewicht sind meine Entwicklungen innerhalb der Grenzen der Promorphologie einzureihen.

Bibliographie.

1) ARIOLA, La pseudogamia osmotica nel Dentalium entalis. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. Bd. 15. Heft 3. 1901.

2) —— La Natura della partenogénesi nell' Arbacia pustolosa. Atti d. Soc. Ligust. di Sc. nat. e geog. Fasc. 3. 1902.

3) BATAILLON, E., Sur le développement de la pigmentation chez des métis de Poissons osseux. Cong. de l'Ass. p. Avanct. des Sciences. Sept. 1899.

4) —— La pression osmotique et les grands problèmes de la Biologie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI. 1900.

5) —— Etudes expérimentales sur l'évolution des Amphibiens. Les degrés de maturation de l'œuf et la morphogénèse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

6) —— Nouveaux essais de parthénogénèse expérimentale chez les Amphibiens. C. R. Acad. des Sciences. 21 Avril 1902.

7) BOVERI, TH., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München. Bd. 5. 1889.

8) —— Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. XXXV. 1902.

9) CALBERLA, E., Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. 1878.

10) DELAGE, Y., La Structure du Protoplasma et les Théories sur l'hérédité etc. Paris 1895.

11. DELAGE, Y., Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la Parthénogénèse artificielle chez les Echinodermes. Arch. de Zool. exp[le]. T. IX. 1901.

12. —— Les Théories de la Fécondation. Verh. d. V. internat. Zool.-Kongr. zu Berlin. 1901.

13. —— Nouvelles recherches sur la Parthénogénèse expérimentale chez Asterias glacialis. Arch. de Zool. exp[le]. T. X. 1902.

14. DEWITZ, J., Kurze Notiz über die Furchung von Froscheiern in Sublimatlösung. Biol. Centralbl. Bd. XVI.

15. DRIESCH, H., Entwickelungsmechanische Studien. V. Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. 1892.

16. ERLANGER, R. VON, Zur Kenntnis der Zell- und Kerntheilung. Biol. Centralbl. 1897 et 1898.

17. FISCHEL, A., Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwickelung. Anat. Hefte. Bd. XI. 1899.

18. GALEOTTI, G., Über experimentelle Erzeugung von Unregelmäßigkeiten der karyokinetischen Processe. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allgem. Pathol. Bd. 14. 1893.

19. GIARD, A., Parthénogénèse de la Macrogamète et de la Microgamète des organismes pluricellulaires. Vol. du Cinquantenaire de la Soc. de Biologie. 1899.

20. GODLEWSKI, E., jun., Die Einwirkung des Sauerstoffes auf die Entwickelung von Rana temporaria und Versuch etc. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI. 1901.

21. HENNEGUY, F., Essai de Parthénogénèse expérimentale sur les œufs de Grenouille. Soc. de Biol. 5 Avril 1901.

22. HERBST, C., Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX. 1900.

23. HERTWIG, O., Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.

24. HERTWIG, O. u. R., Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena 1887.

25. HERTWIG, R., Über die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift f. GEGENBAUR. 1896. — Abh. d. K. b. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 29. 1898.

26. KING, H. D., The Maturation and Fertilization of the Egg of Bufo lentiginosus. Journ. of Morphology. Vol. XVII. No. 2. 1901.

27. KLEBS, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

28. KOSTANECKI, C., Über künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furchung bei Mactra. Bull. Acad. Sc. de Cracovie. Juillet 1902.

29. KULAGIN, N., Über die Frage der geschlechtlichen Vermehrung bei den Thieren. Zool. Anz. 1898.

30. LE DANTEC, F., La Maturation de l'œuf. Rev. gén[le]. des Sc. pures et appliquées. 30 Mars 1902.

31. LOEB, J., Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Arch. f. d. ges. Phys. 1896.

32. —— On the artificial production of normal larvæ from the unfertilized eggs of the Sea Urchin (Arbacia). Am. Journ. of Phys. Avril 1900.

33. —— Further experiments on artificial Parthenogenesis and the nature of the Process of Fertilization. Am. Journ. of Phys. Août 1900.

34) Loeb, J., Experiments on artificial Parthenogenesis in Annelids (Chætopterus) and the nature of the process of Fertilization. Am. Journ. of Phys. Janvier 1901.

35) Loeb, Fischer et Neilson, Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 87. 1901.

36) Morgan, Th., Further Studies on the Action of Salt-solutions on the unfertilized Eggs of Arbacia and of the other Animals. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VIII. 1899 et Bd. IX. 1900.

37) Müller, A., Beobachtungen über die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen. Verh. d. Königl. phys.-öconom. Gesellsch. 1864.

38) Rawitz, B., Neue Versuche über Ephebogenesis. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

39) Reinke, F., Über den mitotischen Druck etc. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX. 1900.

40) Rhumbler, L., Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kerntheilung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III (et suivants).

41) Rondeau, Mme, Action des Chlorures en dissolution sur le développement des œufs de Batraciens. Bull. Sc. de la France et de la Belgique. 1902. Thèse.

42) Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. II. p. 151. — Zeitschr. f. Biol. XXI.

43) Viguier, Fécondation chimique ou parthénogénèse? Ann. des Sc. nat. Zool. T. 12. 1901.

44) Wilson, E. B., The Cell in Development and Inheritance. New York 1897.

45) —— Experimental Studies in Cytology. I. A cytological Study of Artificial Parthenogenesis in Sea-Urchin Eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

Addendum.

46) Ariola, V., Le ipotesi nella partenogenesi sperimentale e la fecondazione normale. Atti della Societa Ligustica di Scienze naturali e geografiche. Vol. XIV. 1903.

47) —— La pseudogamia osmotica nei Batraci. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI.

48) Boveri, Th., Über die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXV.

49) Delage, Y., Elevage des larves parthénogénétiques d'Astéries dues à l'action de l'acide carbonique. C. Rend. Acad. Sciences. 7 Septembre 1903.

50) Loeb, J., Über Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII.

51) Rhumbler, L., Physikalische Analyse etc. ... III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufung in den Embryonalzellen der Amphibieneier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX.

52) Roux, W., Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich »berührender« Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung etc. ... Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.

53) Vejdovsky et Mrázek, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung, nach den Untersuchungen am Rhynchelmis-Eie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62. 1903.

54) Viguier, C., Contribution à l'étude des variations naturelles ou artificielles de la Parthénogénèse. Ann. des Sc. nat. Zool. 8e série. T. XVII.

55) Wassilieff, A., Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. Biol. Centralbl. Bd. 22. 1902.

Explication des Planches I—IV.

Rana fusca. Pl. I et II.

Fig. 1. Coupe d'un œuf segmenté en 2. Les deux territoires sont centrés et nucléés. Traitement: chaleur seule $1/2^h$ à 35°, puis eau ordinaire. Age: 5^h. Grossist: 40 Diam.

Fig. 2. Même segmentation. L'un des asters ne montre pas de chromatine. T.: chaleur seule $1/2^h$ à 35°, puis eau ordinaire. A: 5^h. G.: 40 D.

Fig. 3. Coupe horizontale par l'hémisphère supérieur après l'apparition régulière des 2 premiers sillons verticaux. T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 6%. A.: 20^h. G.: 40 D.

Fig. 4. Vue supérieure. Incision oblique de l'un seul des blastomères au stade 2. Une coupe verticale passant par *a b* donne la fig. 5. T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 6%. A.: 20^h. G.: 40 D.

Fig. 5. Coupe de l'œuf précédent passant par *a b*. 5 centres conjugués et nucléés. Le pigment est refoulé à la périphérie ou dans les zônes neutres des fuseaux. G.: 40 D.

Fig. 6. Coupe horizontale dans l'hémisphère supérieur. Blastula pauvre en éléments. T.: chaleur seule $1/2^h$ à 35°, puis eau ordinaire. A.: 23^h. G.: 40 D.

Fig. 7. Coupe verticale. Bel émiettement au pôle supr. T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 8%. A.: 40^h. G.: 50 D.

Fig. 8. Coupe verticale. Emiettement aussi accentué. T.: sucre à 6% (immersion immédiate et permanente). A.: 40^h. G.: 50 D.

Fig. 9. Coupe horizontale sus-équatoriale. Framboisie, fusions élémentaires, disparition des radiations et des structures nucléaires, vacuolisation. T.: $1/2^h$ à 35°, puis eau pure. Passages alternatifs: 24^h eau; 24^h sucre à 6%. A.: 3 jours. G.: 40 D.

Fig. 10. Coupe horizontale sus-équatoriale. Asters peu nombreux, chromatine éparse; noyau dans un amoncellement de pigment. T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 8%. A.: 48^h. G.: 40 D.

Fig. 11. Coupe horizontale sus-équatoriale. Constellation de cytasters. Vacuolisation. T.: $1/2^h$ à 35°; eau pure; le lendemain, sucre à 6%. A.: 48^h. G.: 50 D.

Fig. 12. Portion grossie de la même coupe, montrant certains centres déblayés avec l'alignement des granules pigmentaires sur les radiations cytoplasmiques. G.: 350 D.

Fig. 13. 2 belles radiations conjuguées avec la zône neutre. A chaque centre correspond un amas chromatique. Ce système apparait sur l'un des segments à la suite d'une division en 2. T.: chaleur seule $1/2^h$ à 35°, puis eau pure. A.: 5^h. G.: 200 D.

Fig. 14. Belle plaque équatoriale (dans la plage vitelline sous-jacente aux éléments du pôle supérieur peu nombreux). T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 5%. A.: 30^h. G.: 350 D.

Fig. 15. Sphères conjuguées. En haut, division cellulaire anachrone; en bas, division et écartement des centres. T.: $1/2^h$ à 35° eau pure; le lendemain, sucre à 5%. A.: 48^h. G.: 350 D.

Fig. 16. Etranglement cellulaire avec karyokinèse anachrone. T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 8%. A.: 24^h. G.: 350 D.

Fig. 17 et 18. Figures pluripolaires, prises dans le vitellus superficiel, au dessous de la calotte clivée. T.: sucre à 6% (immersion immédiate et définitive). A.: 40^h. G.: 350 D.

Fig. 19. Elaboration de la substance chromatique sur le plancher de la cavité de segmentation (Vitellus indivis). T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 8%. A.: 40^h. G.: 350 D.

Fig. 20. Détails de l'élaboration sur la trame hyaloplasmique. G.: 1000 D.

Fig. 21. Cinèse anachrone sur un œuf non segmenté. T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 8%. A.: 48^h. G.: 350 D.

Fig. 22. Cinèse anachrone avec un grand nombre de centres attractifs inégaux. T.: $1/2^h$ à 35°, puis sucre à 8%. A.: 40^h. G.: 350 D.

Petromyzon Planeri. Pl. III et IV.

Fig. 23. Stade 2: chaque blastomère est centré et nucléé. T.: sucre à 6%. A.: 22^h. G.: 50 D.

Fig. 24. Blastula à gros éléments dont 3 montrent leur sphère et leur noyau. T.: sucre à 5%. A.: 60^h. G.: 50 D.

Fig. 25. Coupe d'un œuf indivis venant de détacher son chorion et de subir la rotation. Il montre son centre unique, malgré un séjour de 48^h dans la solution. T.: sucre à 6%. A.: 48^h. G.: 50 D.

Fig. 26. Blastomérisation superficielle; fuseaux, même dans la masse vitelline indivise. T.: sucre à 5%. A.: 60^h. G.: 50 D.

Fig. 27. Fin du clivage. Les noyaux sont au repos et la plupart sans radiation. T.: sucre à 6%. A.: 4 jours. G.: 50 D.

Fig. 28. Mouvements des sphères et des noyaux sans clivage cellulaire. Début de vacuolisation. T.: sucre à 6%. A.: 60^h. G.: 50 D.

Fig. 29, 30, 31. Les degrés du clivage au pôle végétatif. 31 montre des cinèses normales sur le toit de la blastula; dans le vitellus indivis, les mouvements des sphères et des noyaux sont irréguliers. T. identique pour les 3 œufs: immobiles dans le sel à 5% pendant 5 jours, ils ont passé ensuite 3 jours dans le sucre à 6%. A.: 8 jours. G.: 50 D.

Fig. 32. Coupe d'un œuf ayant fourni 2 blastulas inégales avec une masse vitelline non divisée. T.: sucre à 6%. A.: 4 jours. G.: 50 D.

Fig. 33 et 34. Retard du clivage sur la division des noyaux et des asters. T.: sucre à 6%. A.: 60^h. G.: 50 D.

Fig. 35. Fuseau double à l'une de ses extrémités (fin de l'anaphase). T.: sucre à 6%. A.: 4 jours. G.: 1000 D.

Fig. 36. Plage cellulaire prise au toit d'une blastula pour montrer une association rare de karyokinèses typiques. T.: sucre à 6%. A.: 4 jours. G.: 1000 D.

Fig. 37, 38 et 39. Cinèses tripolaires ou quadripolaires à la métaphase et à l'anaphase. Même traitement, même âge et même grossissement que pour la fig. 36.

Fig. 40 et 41. Cinèses anachrones tirées d'œufs où le clivage est resté stationnaire (voir pour l'ensemble et les indications: fig. 28, 33 et 34). G.: 1000 D.

Fig. 42 et 43. Sphères hyaloplasmiques avec noyaux. Elaboration chromatique. 42 T.: sucre à 6%. A.: 4 jours; 43 T.: sucre à 5%. A.: 60^h. G. 1000 D.

Fig. 44. Karyokinèse anachrone a plusieurs pôles. On trouve en effet, dans les coupes voisines, un autre fuseau orienté obliquement en bas et à gauche; il n'apparait ici que par une vague trainée chromatique. T.: sucre à 6%. A.: 4 jours. G.: 1000 D.

Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Zentralnervensystems auf die embryonale Entwicklung und die Regeneration.

Von

Dr. Kurt Goldstein.

(Aus der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung des anatom. Instituts der Universität Breslau.)

Mit Tafel V—VII und 2 Figuren im Text.

Eingegangen am 4. Oktober 1903.

Unter den Problemen einer kausalen Betrachtungsweise der die embryonale und regenerative Entwicklung der Organismen beherrschenden Gestaltungsvorgänge ist die Frage nach der gegenseitigen Beziehung und Wechselwirkung der einzelnen Organe im Laufe ihrer Morphogenese von weitgehendem Interesse. Nachdem Roux bereits in den achtziger Jahren die Anregung zu einer experimentellen Behandlung des Problems gegeben hatte, wendete sich in der Folge eine größere Anzahl von Forschern der Lösung dieser Frage auf dem vorgezeichneten Wege zu. Das wesentlichste Resultat dieser Forschungen dürfte die allgemeine Bestätigung des zuerst von Roux auf Grund eigner Erfahrungen aufgestellten Satzes sein, daß während einer gewissen frühen Embryonalperiode die typische Entwicklung vieler einzelnen Teile eines Organismus im wesentlichen nach dem Prinzipe der »Selbstdifferenzierung« stattfindet, d. h. daß die Ursachen der spezifischen Art der Differenzierung vieler, sei es von der Natur oder in Gedanken von uns abgegrenzter Teile eines Organismus in diesen Teilen selbst gelegen sind.

Am eklatantesten trat dieses Entwicklungsprinzip wohl in den bekannten Bornschen Verwachsungs- und Defektversuchen an Amphibienlarven (4) zutage, wobei sich zeigte, daß bei beliebigen

Teilstücken des Organismus »die Entwicklung jedes Organs bis zur Schnittfläche so gut wie bei der normalen Larve« fortschritt, mochte die Schnittfläche liegen, wie sie wollte. Weder der Mangel lebenswichtiger Organe (wie Herz, Gehirn usw.) noch der Wegfall der normalen Nachbarschaft (Korrelation) für die einzelnen Organe ließ eine wesentliche Beeinflussung der Entwicklung erkennen. Selbst die künstliche Erzeugung durchaus neuer nachbarlicher Beziehungen zwischen einzelnen Organen, wie bei den Verwachsungsversuchen, konnte »keinen korrelationändernden Einfluß auf die Entwicklung der zusammengefügten Teile ausüben«.

Diese Resultate waren recht überraschend und schienen vor allem den Stab brechen zu sollen über eine bis dahin nicht ungeläufige Anschauung, nach welcher das Zentralnervensystem, ähnlich wie im erwachsenen Organismus, auch schon während der Entwicklung desselben berufen sei, eine dominierende Rolle zu spielen und einen regulatorischen Einfluß auf die Differenzierung der Organe auszuüben.

Allein bei genauerer Betrachtung mußte sich ergeben, daß die Bornschen Versuche zur Entscheidung dieser Frage doch nicht einwandsfrei waren. Sowohl die isoliert aufgezogenen Teilstücke, als auch die Verwachsungsprodukte der Bornschen Froschlarven enthielten, wenn auch kein völlig intaktes Zentralnervensystem, so doch stets gewisse Quersegmente desselben, die sehr wohl einen eventuellen Einfluß auf die zugehörigen Körpermetameren ausüben konnten. Es war mit andern Worten nicht von vornherein ausgeschlossen, daß trotz des offenbaren Fehlens jeglicher gestaltender Korrelation in der Entwicklung der einzelnen Organe, dennoch zwischen dem Zentralnervensystem und den übrigen Organen andersartige Beziehungen bestehen insofern, daß dem ersten ein regulatorischer Einfluß auf den Gesamtprozeß der typischen Differenzierung des Organismus zukommt.

Zur Entscheidung dieser Frage war es also nötig, an geeignetem Versuchsmaterial in frühester Embryonalperiode das gesamte Zentralnervensystem oder bestimmte Teile desselben experimentell zu entfernen und im Anschluß daran die Folgeerscheinungen dieser Elimination auf die Weiterentwicklung des Organismus zu studieren. Unter dieser bestimmten Fragestellung sind derartige Operationen zuerst von Schaper und später noch von andern Forschern vorgenommen worden. Außerdem bot eine Reihe von Mißbildungen des Zentralnervensystems bei höheren Tieren und dem Menschen, bei welchen ein Teil oder das ganze Zentralnervensystem nicht gebildet oder später zugrunde gegangen war, Gelegenheit die ver-

schiedenen Folgen der zu verschiedenen Zeiten eingetretenen Ausschaltung des Zentralorgans zu untersuchen. Trotz einer ganzen Reihe von Beobachtungen und neu aufgedeckten Tatsachen sind dennoch die von den einzelnen Autoren daraus abgeleiteten Folgerungen sowenig übereinstimmend, daß sich jedem Versuch eines abschließenden Urteils über die Bedeutung des Zentralnervensystems für die normale Entwicklung heute noch mancherlei Schwierigkeiten entgegenstellen.

Die vielfache Beschäftigung mit regeneratorischen Vorgängen in der letzten Zeit hat weiterhin dazu angeregt, den Einfluß des Zentralnervensystems auch auf den Verlauf dieser zu untersuchen. Es liegt hierfür schon eine große Anzahl von Beobachtungen vor; doch sind die Resultate noch widerspruchsvoller als auf dem Gebiete der embryonalen Entwicklung. So sagt BARFURTH (2, S. 573), der sich selbst mit seinen Schülern an der Lösung des Problems mehrfach beteiligt hat: »Man wird mit DRIESCH sagen müssen, daß das Problem der Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem im ganzen noch nicht spruchreif ist.« —

Bei diesem, der bisherigen Unsicherheit der Sachlage entsprechenden vorsichtigen Urteil erfahrener Forscher muß es um so mehr Wunder nehmen, wenn ein jüngerer, sich erst seit kurzem auf diesem Gebiet kritisch betätigender Autor, wie MOSZKOWSKI (33, S. 443) die Angelegenheit kurzerhand so darzustellen versucht, als wenn die Abhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem absolut bewiesen wäre. Was die Argumente betrifft, auf die sich MOSZKOWSKI hierbei stützt, so werden wir später sehen, daß einerseits die von ihm vorgebrachten WOLFFschen Versuche doch alle mehr oder weniger anfechtbar und trotz WOLFFS gegenteiliger Ansicht für die Abhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem durchaus nicht beweisend sind. Ebenso lassen sich den von MOSZKOWSKI weiterhin als »besonders beweisend« (S. 443) angeführten Versuchen von HERBST Versuche andrer Forscher gegenüberstellen, welche zu gerade entgegengesetzten Resultaten geführt haben.

Schien nun bislang eine allgemeingültige Entscheidung der vorliegenden Frage, sowohl bezüglich der »typischen« als der »atypischen« Entwicklung, bei dem scheinbar so widerspruchsvollen Tatsachenmaterial kaum möglich, so dürften doch in der jüngsten Zeit eine Reihe neuer Untersuchungen und Experimente in dieser Richtung etwas mehr Klarheit geschaffen haben und manche der früheren Beobachtungen in anderm Lichte erscheinen lassen. Dementsprechend schien es wohl am Platze, unter diesen neugewonnenen Gesichtspunkten

das gesamte bisher aufgedeckte Tatsachenmaterial nochmals einer umfassenden kritischen Betrachtung zu unterziehen.

Indem ich mir eine solche als Hauptaufgabe meiner folgenden Untersuchung gestellt habe, sollen gleichzeitig einige neue Versuche angeführt werden, welche zur Entscheidung unsrer Frage nicht unwesentlich sein dürften. Das Material zu letzteren verdanke ich Herrn Professor Schaper, der mir die Ergebnisse früher von ihm unternommener, noch nicht veröffentlichter Versuche freundlichst zur Verfügung stellte und andrerseits selbst mit mir zusammen einige neue Experimente ausführte.

Gleich an dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Schaper, sowohl für die gegebene Anregung zu dieser Arbeit, wie für die vielfache Unterstützung meinen herzlichen Dank aussprechen.

In einem ersten Abschnitte soll die Bedeutung des Zentralnervensystems für die embryonale Entwicklung, in einem zweiten für die Regeneration behandelt werden.

I. Teil: Einfluß des Zentralnervensystems auf die embryonale Entwicklung.

Die ersten Experimente zur Prüfung der Korrelation zwischen Nervensystem und Entwicklung des übrigen Organismus stammen meines Wissens von Loeb (28), welcher bei jungen *Amblystoma*-Larven kurz vor der Metamorphose das Rückenmark dicht hinter dem Halsmark durchschnitt. Er konnte trotz eingetretener Lähmung des hinteren Körperendes eine vollkommen normale Weiterentwicklung desselben, d. h. normal verlaufende Metamorphose beobachten. Loeb zieht hieraus den Schluß, daß die morphogenetischen Funktionen nicht so eng mit dem Zentralnervensystem verknüpft sind, wie die sensiblen und motorischen. Gegen diese Schlußfolgerung ist jedoch einzuwenden, daß es sich hier doch nur um eine Unterbrechung innerhalb des Rückenmarks, keineswegs aber um die Ausschaltung irgend eines Teils desselben handelt. Wir wissen, daß besonders bei jugendlichen Tieren jeder Teil des Rückenmarks außerordentlich viel Selbständigkeit besitzt, sowohl was seine eigne Fortentwicklung wie seine funktionellen Beziehungen zu den übrigen Körperteilen anbetrifft. Hierfür ist besonders die später noch zu erwähnende Alessandrinische Mißbildung lehrreich, bei der sich der isolierte Schwanzteil des Rückenmarks und das zugehörige Körperstück bis zum Ende der Fötalperiode normal entwickelten. Aus dem Loebschen

Experiment war also höchstens der Schluß zu ziehen, »daß die Entwicklungsvorgänge der vor und hinter der Durchschneidungsstelle liegenden Körperteile in keiner Abhängigkeit voneinander sich vollziehen, die durch das Zentralnervensystem vermittelt wird« (WOLFF, 53), und daß auch eine Unterbrechung innerhalb des Zentralnervensystems keinen Einfluß auf die normale Weiterentwicklung des Körpers ausübt. Über die Bedeutung des Zentralnervensystems als morphogenetisch funktionierendes Organ konnten sie nichts aussagen.

Die Lösung dieser Frage konnte, abgesehen von dem Studium geeigneter Mißbildungen, nur durch Anlegung von künstlichen Defekten im Zentralnervensystem erhofft werden, welcher Weg zuerst von SCHAPER durch seine bekannten Experimente an Amphibienlarven (47) eingeschlagen wurde. SCHAPER entfernte bei jungen Larven von *Rana esculenta* (5—6 mm) durch einen Schnitt den größten Teil des Gehirns mit Einschluß des Nachhirns. Durch einen merkwürdigen Zufall war, wie die spätere mikroskopische Untersuchung ergab, bei einem seiner Versuchstiere im Anschluß an die Operation auch das Rückenmark völlig atrophiert, so daß er eine vollkommen anencephale und amyelitische Larve erhielt, und »somit von einem gewissen Zeitpunkte an das gesamte Zentralnervensystem ausgeschaltet war«. Trotz dieser Ausschaltung war die Entwicklung dieser Larve (abgesehen von gewissen durch die Operation direkt gesetzten Schädigungen) ebenso normal wie bei einer gleichzeitig beobachteten und untersuchten nicht operierten Vergleichslarve von statten gegangen. SCHAPER zog daraus den Schluß, »daß das Zentralnervensystem in einer gewissen frühen Entwicklungsperiode keinerlei bestimmenden Einfluß auf die typische Entwicklung des embryonalen Organismus hat«.

Ähnliche Defektversuche am Gehirn hat späterhin RAFFAELE (41) mit ähnlichen Resultaten wie SCHAPER ausgeführt.

Gegen die SCHAPERschen Experimente sind nun in letzter Zeit von verschiedenen Seiten Bedenken erhoben worden, so daß MOSZKOWSKI in einer jüngst erschienenen Arbeit sich sogar zu der Behauptung verleiten läßt, man könne sie »als endgültig widerlegt ganz beiseite lassen«. Eine nochmalige sorgfältige Prüfung der SCHAPERschen Experimente an der Hand der Originalpräparate schien daher geboten, und nachdem ich mich dieser Aufgabe auf Veranlassung von Herrn Professor SCHAPER unterzogen habe, bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß ihr Wert für die Beurteilung der in

Frage stehenden Vorgänge noch heute zu Recht besteht. Inwieweit diese Überzeugung begründet ist, möge aus der folgenden Darstellung der besonders angegriffenen Punkte der SCHAPERschen Experimente hervorgehen, wobei in erster Linie die von WOLFF vorgebrachten Einwände zu widerlegen sind.

SCHAPER (47) hatte aus der mikroskopischen Untersuchung seiner operierten Froschlarve (von 8 mm Länge) und der dabei sich ergebenden hochgradigen Veränderung des Rückenmarks geschlossen, daß letzteres zur Ausübung einer ihm zu dieser Zeit vielleicht schon zukommenden spezifischen Funktion nicht mehr imstande gewesen sei. Muß auch zugegeben werden, daß unsre Kenntnisse über die Pathologie der Nervenzelle noch lange nicht so weit vorgeschritten sind, um aus geringen Veränderungen auf eine Funktionsunfähigkeit schließen zu können, so sind doch die hier vorliegenden Veränderungen so grobe und in die Organisation des Rückenmarks so tief eingreifende, daß an eine normale Funktion nicht mehr gedacht werden kann. Der Wichtigkeit der Sache wegen scheint es mir angezeigt, die bezüglichen Veränderungen nochmals im einzelnen zu präzisieren und gleichzeitig durch Zeichnungen (Fig. 15 und 16 Taf. VII) zu illustrieren, welche die Details deutlicher wiedergeben, als die Photographien in der SCHAPERschen Originalarbeit.

Der Rückenmarksquerschnitt erscheint bei der operierten Larve (vgl. Fig. 15 Taf. VII) beträchtlich vergrößert. Er füllt den Wirbelkanal fast vollständig aus, während bei der normalen Vergleichslarve (vgl. Fig. 16 Taf. VII) zwischen Rückenmark und Wirbel sich ein breiter Zwischenraum befindet, der von zartem weitmaschigen Bindegewebe erfüllt ist und weite Lymphräume enthält. Die Vergrößerung des Querschnittes ist offenbar die Folge einer Quellung, wodurch auch die Zellen, die bei der Vergleichslarve eng zusammenliegen, namentlich in den peripheren Partien weit auseinander gerückt sind. Das Gebiet der weißen Substanz ist weniger umfangreich, ihre äußere Umrandung unregelmäßig zackig, vielfach sogar zerfetzt. Die weiße Substanz selbst erscheint hell und durchsichtig; sie besteht aus unregelmäßigen, zu einem Netzwerk verbundenen Strängen und ganz regellos zerstreuten körnchenartigen Einlagerungen, die den Eindruck von Detritusmassen machen und zum Teil wohl die Reste von Achsenzylindern darstellen. Hiergegen zeigt die weiße Substanz der normalen Larve ein dichtes, gleichmäßiges Gefüge; sie ist von ziemlich regelmäßigen radiär gestellten, sich netzartig miteinander verbindenden feinsten Septen durchzogen und mit

dicht gedrängten, stark lichtbrechenden Körnchen, den Querschnitten der Achsenzylinder, erfüllt. Der Zentralkanal ist weiter, unregelmäßig konturiert, zum Teil von Detritusmassen erfüllt. Die ihn umgebenden Ependymzellen liegen nicht so dicht aneinander geschlossen, wie in der normalen Larve, ihre Kerne sind nicht oval, sondern mehr rundlich, ihre ganze Anordnung ist nicht so regelmäßig radiär, viele sind ausgefallen, andre ragen in den Zentralkanal hinein. Das Chromatin ihrer Kerne erscheint mehr homogen und nur leicht gefärbt. — Auch die übrigen Zellen (Ganglienzellen), die, wie schon erwähnt, weit auseinander gerückt sind, zeigen zum größten Teil starke Zerfallserscheinungen. Von den Zellleibern selbst ist kaum etwas wahrnehmbar. Die Kerne liegen zerstreut in unregelmäßigen Detritusmassen, die Chromatinmassen sind meist an die Peripherie gerückt, so daß das Zentrum der Kerne auffallend hell erscheint, fast nirgends ist ein intaktes Chromatingerüst vorhanden, nirgends ist ein für die großen Ganglienzellen so charakteristischer Nucleolus mit Sicherheit festzustellen. Ebensowenig sind irgendwelche Spuren von Karyokinesen zu beobachten, obgleich im normalen Mark zahlreiche Mitosen anzutreffen sind. Neben den Kernen finden sich hier und da intensiv gefärbte Körnchen von verschiedener Größe, die offenbar die Überreste zerfallener Kerne darstellen. Vergeblich sucht man typische Nervenzellen mit großem Protoplasmahof und deutlichen Fortsätzen, wie sie das normale Rückenmark ziemlich zahlreich zeigt.

Nur in der dorsalen Region finden sich hier und da der Peripherie dicht anliegend große typische Nervenzellen (vgl. Fig. 15 Taf. VII), die gewöhnlich zu zweien beisammen anzutreffen sind. Diese Zellen haben einen außerordentlich großen Zellleib, in dem sich ein großer, runder Kern mit deutlichem Kernkörperchen befindet, und entsprechen wahrscheinlich den von Rohon zuerst bei Forellenembryonen und später auch von andern Autoren (Kupffer, Beard) besonders bei Fischembryonen beschriebenen sog. Riesenzellen, welche nach Harrison identisch sind mit den Freudschen Zellen bei *Petromyzon* und den sog. Hinterzellen Burkhardts bei *Protopterus*. Über die Bedeutung dieser Riesenzellen ist noch nichts Sicheres bekannt. Doch haben sie viel Übereinstimmendes mit den Spinalganglien. Sie entstehen an derselben Stelle wie diese im Rückenmark und werden von manchen Autoren sogar direkt als zurückgebliebene Spinalganglienzellen aufgefaßt (Harrison). Freud konnte eine direkte Beziehung zu sensiblen Wurzeln nachweisen und auch von andern Autoren wird ihnen eine ähnliche Bedeutung und Beziehung zum

Rückenmark wie den Spinalganglienzellen zugeschrieben. Unter diesen Umständen ist es von hohem Interesse, daß sie in einer ähnlichen Unabhängigkeit vom Rückenmark wie die Spinalganglien zu stehen scheinen, indem sie wie diese, bei der hochgradigen Atrophie des ganzen übrigen Rückenmarks sich ziemlich normal erhielten.

Fassen wir die Befunde zusammen, so ist nicht von der Hand zu weisen, daß das vorliegende Bild des Rückenmarks durchaus den Eindruck eines Zerfallsherdes macht[1]). Berücksichtigen wir ferner, daß die hier geschilderten Verhältnisse sich durch das ganze Rückenmark erstrecken, so steht außer Zweifel, daß wir es in dem vorliegenden Falle tatsächlich mit einem hochgradig atrophischen Rückenmark zu tun haben, das wohl niemand als funktionsfähig wird betrachten können, d. h. mit einem Rückenmark, welches überhaupt nicht fähig war, eine ihm etwa normalerweise bereits zukommende spezifische Funktion zu erfüllen. Da nun trotz dieser Degeneration sich im Gesamtorganismus des Larvenkörpers keinerlei Funktionsausfall weder in formativer noch sensibler und motorischer Beziehung zeigte (denn die Larve hatte neben ihrer normalen Weiterentwicklung ihre spontane, d. h. scheinbar willkürliche und ihre reflektorische Beweglichkeit bewahrt), so war Schaper vollkommen berechtigt zu dem Schlusse, »daß auf dem hier vorliegenden Stadium der Entwicklung das gesamte Zentralnervensystem eine spezifische Funktion noch nicht entfaltet hat«. Ich glaube, diese Schlußfolgerung war kaum mißzuverstehen und es liegt kein Grund vor, um wie Wolff (l. c. S. 319) zu fragen, »was man sich unter der funktionellen Ausschaltung eines funktionslosen Organs vorstellen soll«. Die Funktionsunmöglichkeit hatte Schaper aus dem anatomischen Bilde erschlossen, und dies als richtig zugegeben, durfte er bei Erhaltensein der Sensibilität und Motilität und keinerlei Störung der Entwicklung schließen, daß diese Funktionen nicht von dem Erhaltensein des Zentralnervensystems abhingen, daß »also auf diesem Stadium das Zentralnervensystem noch keine spezifische Funktion entfaltet hat«. — »Wir müssen demnach,« fährt Schaper fort, »wohl annehmen, daß die Funktionen des embryonalen

[1]) Daß es sich bei dieser Veränderung des Rückenmarks nicht um eine allgemeine Absterbeerscheinung handeln kann, ist aus dem sehr schönen Erhaltensein sämtlicher übrigen Gewebe der Larve zu ersehen. Es bliebe höchstens der Einwand, daß die Atrophie vielleicht erst in der allerletzten Zeit des Lebens der Larve eingetreten sei, dafür jedoch sind die Veränderungen jedenfalls zu hochgradig.

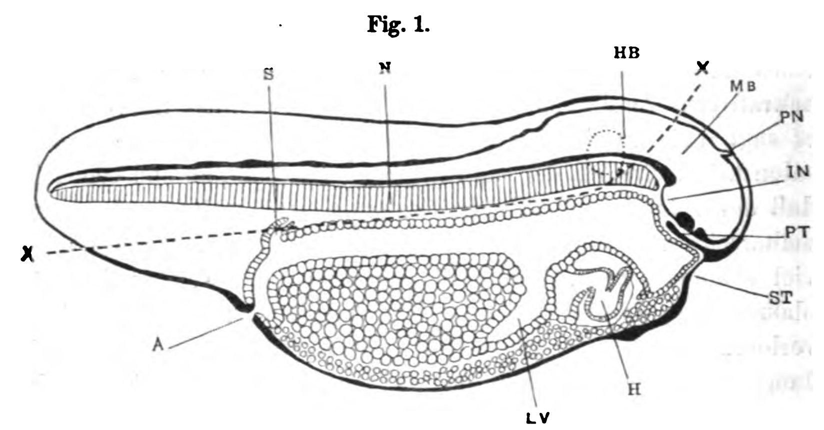


Körpers unmittelbaren Reizen (d. h. ohne Vermittlung einer nervösen Zuführung) unterstellt sind und daß wir es bei den beobachteten spontanen und reflektorischen Bewegungen mit dem Effekt einer **direkten** Reizung der kontraktilen Substanz des embryonalen Körpers zu tun haben.« Hiergegen nun wendet sich WOLFFS hauptsächlichster Einwand. Die Annahme einer nicht nervös vermittelten reflektorischen Erregung erscheint ihm »ganz besonders überraschend«. Er sagt hierauf bezüglich auf S. 319: »Statt also aus dem Erhaltensein der spontanen und reflektorischen Beweglichkeit zu schließen, daß die beobachtete pathologische Veränderung des Rückenmarks noch nicht hinreichend war, um die Funktionen desselben aufzuheben, läßt sich SCHAPER zu dem Schlusse verleiten, diese Bewegungsfähigkeit sei nicht nervös vermittelt«. WOLFF sucht dann durch die Anführung eines Experiments die Unmöglichkeit einer direkten Erregbarkeit zu bekräftigen. Zu diesem Zwecke trennte er, »zu allem Überfluß«[1], wie er sagt, bei Froschlarven durch einen Längsschnitt den ganzen dorsalen Körperstreifen, der das Rückenmark enthält, ab und beobachtete, daß der schmale dorsale Streifen unter schlängelnden Bewegungen umherschwamm und auch reflektorisch erregbar war, während »der viel voluminösere ventrale Teil, der doch eine weit größere Protoplasmamasse darstellte, augenblicklich jede Spur von Beweglichkeit verloren hatte«. Hiergegen läßt sich zunächst folgendes anführen. Junge Froschlarven zeigen schon bei einer Größe von weit unter 5 mm sowohl spontane Beweglichkeit wie Reaktionsfähigkeit auf äußere Reize. Nun ist mühelos nachzuweisen, daß in solchem Stadium von einer nervösen Übermittlung von Reizen absolut noch nicht die Rede sein kann. Das Medullarrohr ist rein epithelial, ein Randschleier noch nicht vorhanden, Neuroblasten sind entweder überhaupt noch nicht entwickelt oder finden sich höchstens in den ersten Stadien ihrer Differenzierung. Wurzeln oder periphere Nerven existieren selbstverständlich nicht. Wie soll also hier die nervöse Vermittlung erfolgen? Schon hierdurch allein dürfte erwiesen sein, daß die von SCHAPER behauptete direkte Erregbarkeit der kontraktilen Substanz bei jungen Froschlarven wirklich vorhanden

[1] Nach den Beobachtungen LOEBS, der nach Exstirpation der Ganglien bei niederen Tieren normale Beweglichkeit und Erregbarkeit erhalten fand, und bei Berücksichtigung einer ganzen Reihe andrer hierhergehöriger Erscheinungen (z. B. der frühzeitig, schon lange vor Ausbildung des Nervensystems eintretenden rhythmischen Pulsation des embryonalen Herzens usw.) war ein derartiger Versuch meiner Meinung nach durchaus nicht so überflüssig.

sein muß. Auch noch bei einer etwa $6^1/_2$ mm langen Larve gelang es mir nicht, auswachsende Wurzeln noch Nervenfasern mit Sicherheit nachzuweisen; auch nicht bei Anwendung der von Godlewski (13) vorgeschlagenen Färbung, die sich mir zur Darstellung junger Nervenfasern sonst ebenfalls als sehr brauchbar erwiesen hat. Schließlich habe ich die Präparate des Schaperschen Experiments auf das Vorhandensein von Wurzeln untersucht. Im Anfang des Experiments (untersucht bei einer gleich großen Larve desselben Laichsatzes) lassen sich weder auswachsende Wurzeln noch Nerven nachweisen, und doch führte die Larve selbständige Bewegungen aus. Am Ende des Experiments zeigt die normale Vergleichslarve deutliche, wenn auch spärliche Anfänge von Wurzeln. Wenn wir jedoch

Fig. 1.

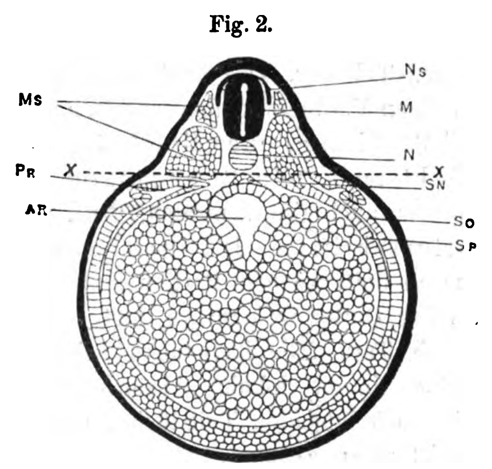


Schematischer medianer Sagittalschnitt durch eine Froschlarve von etwa 4 mm Länge unter Benutzung einer Abbildung von Morgan.

die besonders von Bardeen (5) gemachten Befunde berücksichtigen, welche dartun, daß die Nerven schon eine längere Zeit vorhanden sind, ehe sie in die Muskelanlage hineingelangen, so ist die Möglichkeit gegeben, daß auch die hier vorliegenden Anfänge der Rückenmarkswurzeln noch gar nicht in Verbindung mit den zugehörigen Muskeln stehen. Bei der operierten Larve gelang es mir trotz genauerer Prüfung nicht, eine einzige Wurzel zu entdecken, was vielleicht dadurch erklärlich ist, daß es in dem frühzeitig erkrankten Rückenmark überhaupt nicht zur Ausbildung einer größeren Zahl von Neuroblasten gekommen ist. Nach alledem macht also allein schon der mikroskopische Befund es höchst wahrscheinlich, daß während der vorliegenden Entwicklungsperiode eine nervöse Verbindung zwischen Rückenmark und Muskeln noch nicht bestanden hat.

Was nun WOLFFS Experiment selbst betrifft, so ist zunächst die Behauptung WOLFFS nicht zutreffend, daß das Bauchstück als das voluminösere auch eine »viel größere Protoplasmamasse darstellt«, und dementsprechend auch der Schluß, daß es deshalb lebhafter reagieren müßte, als das dorsale Stück. Das Bauchstück enthält im Gegenteil im Verhältnis zum dorsalen Stück ein Minimum reaktionsfähiger protoplasmatischer Substanz, wie schon ein Blick auf das nebenstehende etwas schematisierte Querschnittsbild (Textfig. 2) einer entsprechenden Froschlarve, in welchem die horizontale Linie die ungefähre Lage des Operationsschnittes angibt, leicht erkennen läßt. Das ventrale Stück besteht in überwiegendem Maße aus inaktiver Dottermasse, die eine Bewegung nur erschweren muß, während das dorsale dotterfreiere Stück u. a. die großen Plasmamassen der Myotome enthält, also schon höher differenzierte kontraktile Substanz.

Fig. 2.



Schematischer Querschnitt durch die Bauchregion einer Froschlarve von etwa 4 mm Länge unter Benutzung einer Abbildung von MORGAN.

Ferner hatte — und das ist von besonderer Wichtigkeit — eine von uns ausgeführte Wiederholung des WOLFFschen Experiments durchaus nicht dasselbe Ergebnis. Es gelang uns, derartige Teilstücke (Rückenstücke sowohl als Bauchstücke) bis 5 Tage am Leben zu erhalten; und konnten wir bis zum letzten Tage nicht nur am dorsalen Stück, sondern auch am ventralen Bewegungen beobachten.

Die Operation wurde an $4^1/_2$ bis 5 mm langen Larven von *Rana esculenta* vorgenommen, indem vermittels eines Horizontalschnittes ein dorsaler Streifen in der Weise abgeschnitten wurde, daß, soweit die äußere Orientierung eine Feststellung der geeigneten Schnittrichtung gestattete, letzterer das gesamte Rückenmark mit Einschluß des Nachhirns, die Chorda und außerdem alle Gewebe, die neben und dorsal von der Chorda liegen, enthielt. Die ungefähre Schnittrichtung ist an nebenstehenden schematischen Abbildungen (Textfig. 1 und 2) durch eine gestrichelte Linie gekennzeichnet. Aus dem Proto-

koll, das während der ganzen Lebenszeit der Larven geführt wurde, sei kurz folgendes mitgeteilt:

1. Tag. Unmittelbar nach der Operation zeigen die Bauchstücke, die sofort in Lockesche Flüssigkeit[1]) übertragen wurden, keinerlei Reizreaktion, während einzelne Rückenstücke auf Berührung leicht zuckende Bewegungen ausführen.

2. Tag. Fast alle Teilstücke sind noch am Leben. Einige Dorsalstücke führen bei leichtester Berührung lebhafte schlängelnde Bewegungen aus. Die meisten Bauchstücke sind noch regungslos. Einige jedoch zeigen bereits eine geringe Bewegungsreaktion auf Berührung.

4. Tag. Die meisten Teilstücke sind noch am Leben. Besonders lebhafte schlängelnde Schwimmbewegungen führt ein längeres Dorsalstück aus. Das Gehirnende derselben hat sich mit einer knopfförmigen Verdickung abgeschlossen. Einige Bauchstücke führen bei Berührung oder Erschütterung deutliche zitternde oder leicht zuckende Bewegungen aus. Fast alle Teilstücke, besonders auch die ventralen, sind in der Entwicklung sichtlich fortgeschritten. Die Operationswunden sind fast überall verheilt, nur an dotterreichen Partien findet sich hier und da noch ein Defekt, wo der Dotter frei zutage liegt.

5. Tag. Die Teilstücke zeigen etwas herabgesetzte Vitalität; einige davon lokale Absterbeerscheinungen (Framboisie, Roux). Die noch lebenden Teilstücke, die noch deutliche Bewegungsreaktionen zeigen, nämlich mehrere ventrale und das oben erwähnte dorsale Stück, werden in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert.

---

[1]) Es ist dies eine von F. S. Locke (Journ. of the Boston Soc. of Med. Sc. 1896) angegebene »physiologische Salzlösung«, die Schaper zur Anwendung bei operativen Versuchen an Amphibienlarven auf das wärmste empfiehlt. Schaper benutzte diese Lösung statt der gebräuchlichen »physiologischen Kochsalzlösung (0,6—0,75 %)« als Aufzuchtmedium für operierte Frosch- und Tritonlarven jeden Alters mit bestem Erfolg. Die Tiere überstehen tiefeingreifende Operationen in diesem Medium weit besser und mit viel geringerer Mortalität als in der gewöhnlichen Kochsalzlösung. Erst nach Verheilung der Operationswunden wurden die Larven unter allmählicher Verdünnung der Lockeschen Flüssigkeit schließlich in reines Wasser überführt. Die Zusammensetzung der Lösung ist folgende:

In durch Kochen keimfrei gemachten destilliertem Wasser werden gelöst

Chlorkalzium (wasserfrei!)		0,02 %
Chlorkalium		0,01 %
Chlornatrium	für Amphibien	0,6 %
	für Säuger	0,9 %
Natrium bicarbonic.		0,01—0,03 %.

Die mikroskopische Untersuchung hatte nun zunächst zu zeigen, ob tatsächlich das Rückenmark völlig aus den Ventralstücken entfernt war. Die beigegebenen, den Querschnitten des ventralen Teils der operierten Larve entnommenen Figuren (Fig. 6—8 Taf. V) zeigen dies deutlich.

Die Durchsicht der Schnittserie ließ erkennen, daß das ventrale Stück weder Rückenmark noch Nachhirn besaß. Ferner fehlten von wesentlicheren Bestandteilen die hinteren Abschnitte des Gehirns, die Chorda und die Myotome.

Die Differenz zwischen den Beobachtungen von seiten WOLFFS und den unsrigen erklärt sich wohl durch den Umstand, daß die Beobachtungszeit bei WOLFF eine viel zu kurze war. Auch bei uns lagen die Bauchstücke 1—2 Tage regungslos da, ehe sie sich von der Operation erholt hatten, und erst am dritten Tage trat die Beweglichkeit und reflektorische Erregbarkeit ein. Hätte WOLFF seine Teilstücke längere Zeit am Leben erhalten, so würde er zweifellos ein gleiches Verhalten der Bauchstücke haben konstatieren können.

Dieses Experiment beweist also ebenfalls, und zwar, wie mir scheint, durchaus unzweideutig, daß spontane und reflektorische Beweglichkeit in früher Embryonalperiode nicht an das Bestehen einer nervösen Leitung und eines Zentralorgans gebunden ist. Das Vorhandensein dieser Lebenserscheinungen im ersten SCHAPERschen Experiment ist also nicht notwendigerweise ein Ausdruck der Funktionstüchtigkeit des Rückenmarks, wie es WOLFF behauptet.

Das Experiment der Abtrennung des Rückenmarks beweist aber noch mehr; es ist gewissermaßen eine Ergänzung des ersten SCHAPERschen Experiments. Dort war das Gehirn abgetragen und die sekundäre Veränderung des Rückenmarks vielleicht doch noch diskutierbar. Hier war es nun durch völlige Entfernung des Rückenmarks möglich gemacht, einerseits mit der Exaktheit eines physiologischen Versuchs die Folgeerscheinungen der Elimination eines supponierten Einflusses desselben auf die Entwicklung festzustellen, andrerseits einen weiteren Einwand WOLFFS zu beseitigen, der die Intaktheit der Spinalganglien als Ursache für die normale Entwicklung ansah. Auf die Frage nach der morphogenetischen Bedeutung der Spinalganglien werden wir späterhin noch zurückkommen. Hier sei nur hervorgehoben, daß unsre Bauchstücke natürlich auch keine Spur von Spinalganglien enthielten und doch ohne Rückenmark und Spinalganglien die Entwicklung derselben während der

fünftägigen Beobachtungsdauer um ein Bedeutendes fortgeschritten war.

Ein besonders instruktives Dorsalstück nebst seinem zugehörigen Bauchstück unsres Operationsmaterials mögen zur Illustration dieser Verhältnisse der folgenden Darlegung zugrunde gelegt sein. Von ihnen stammen die beigegebenen Querschnittsbilder (Fig. 1—14).

Eine genauere Durchsicht der Schnittbilder des ventralen Stücks ergab, daß das Gehirn schon in der Gegend der Augenblasen (etwa in der Mitte zwischen vorderem und hinterem Pol derselben) aufhörte, so daß die Augen nur durch eine Schicht indifferenten Gewebes getrennt waren (vgl. Fig. 4 Taf. V). Von dieser Gegend nach rückwärts zeigen die Bilder nirgends mehr irgend eine Spur von Zentralnervensystem (vgl. Fig. 5—8 Taf. V). Es enthielt also das **ventrale** Stück im wesentlichen nur das Vorderhirn, Zwischenhirn und Reste des Mittelhirns. In Fig. 5 Taf. V, welche einen Schnitt etwa in der Gegend zwischen Augen- und Ohrenblasen darstellt, liegen oberhalb des Pharynx unregelmäßige Haufen von Ganglienzellen, die wahrscheinlich Reste des Ganglion Gasseri repräsentieren. Das **dorsale** Stück enthält vom Zentralnervensystem das ganze Rückenmark und sämtliche Spinalganglien (vgl. Fig. 2 Taf. V), sowie das Nachhirn (vgl. Fig. 1 Taf. V) und Teile des Hinterhirns. Alle Gewebe sowohl des dorsalen wie des ventralen Stücks zeigen die schönsten Kernteilungsfiguren, was darauf hindeutet, daß beide Teile ihre volle Vitalität bewahrt haben und sich in lebhafter Fortentwicklung befanden. Letztere läßt sich auch für die einzelnen Organsysteme an den Schnittbildern durch Vergleich mit älteren Larven leicht dartun.

Zunächst ist zu erwähnen, daß jedes der beiden Stücke sich vollkommen abgeschlossen hat. Die Operationswunde ist völlig geheilt und die Epidermis so vollständig darüber geschlossen, daß von dem ursprünglichen Defekt im allgemeinen nichts mehr wahrzunehmen ist. Nur an einer im hinteren Teile gelegenen Stelle liegt im Bauchstücke am Grunde einer Grube der Dotter frei zutage (vgl. Fig. 8 Taf. V).

Was die einzelnen Organe betrifft, so wollen wir nur einiges über das ventrale Stück, wo die Fortentwicklung wegen des vollkommenen Mangels des Rückenmarks und der hinteren Gehirnabschnitte so außerordentlich bedeutungsvoll ist, kurz hervorheben. Das Gehirn zeigt sich bezüglich seiner einzelnen Elemente in weit vorgeschrittener Differenzierung, die weiße Substanz ist in großer Menge entwickelt, etwa entsprechend den Verhältnissen bei einer 7—7½ mm langen

Larve. Stellenweise zeigt das Gehirn eine etwas atypische Formentwicklung (Fig. 3). Die Augen sind in der Entwicklung etwas zurückgeblieben. Die Augenbecher (vgl. Fig. 4 Taf. V) zeigen eine äußerst dünne Pigmentschicht und stark verdickte Retinalschicht, an Stelle der sonst um diese Zeit schon tiefen Exkavation ist nur eine leichte Einbuchtung zu finden, in welcher die ebenfalls in der Entwicklung zurückgebliebene Linsenanlage (vgl. Fig. 4 Taf. V) liegt. Wir haben es in diesen abnormen Entwicklungsvorgängen an Gehirn und Auge offenbar mit Hemmungsbildungen zu tun, die als direkte Folgeerscheinungen der Operation (Narbenkontraktion, abnorme Druck- und Spannungsverhältnisse usw.) zu betrachten sind. Die Augenstiele sind noch durchweg hohl (vgl. Fig. 3 Taf. V). — Die Ohrenanlagen stellen geräumige Bläschen (vgl. Fig. 2 und 5 Taf. V) dar; sie liegen im wesentlichen im dorsalen Stück (vgl. Fig. 2 Taf. V), nur ein kleiner Teil des einen Bläschens befindet sich im ventralen Stücke (vgl. Fig. 5 Taf. V). Sie senden noch keinen Fortsatz aus, zeigen jedoch schon die Anlage eines primitiven Sinnesepithels.

Am Verdauungsapparat ist besonders die starke Abplattung des Kiemendarmes zu bemerken, der einen horizontal verlaufenden Spalt darstellt (vgl. Fig. 5), was ebenfalls eine vorgeschrittene Entwicklung kennzeichnet. Ebenso zeigt sich der Darm auch sonst wohl entwickelt. Fig. 6 Taf. V zeigt die Anlage der Leber. — Die Kiemenspalten sind zum Teil schon durchgebrochen, schon beginnen äußere Kiemen auszusprossen. — Vom Herzen liegt in Fig. 5 (Taf. V) der S-förmig gekrümmte Bulbus aortae vor. Auch das Exkretionssystem hat sich um ein bedeutendes fortentwickelt; Fig. 6 Taf. V zeigt die Vorniere, auf Fig. 7 Taf. V sind die Vornierengänge zu sehen.

Die Bilder bieten noch eine Reihe zum Teil recht merkwürdiger Einzelheiten, auf die ich an dieser Stelle nicht näher eingehen kann; einige derselben sind aus den beigegebenen Photographien ohne weiteres ersichtlich. Jedenfalls geht aus der Betrachtung der Schnittbilder hervor, daß das ventrale Stück in seiner Gesamtentwicklung einen Fortschritt erfahren hat bis zu einem Grade, der den Verhältnissen einer ungefähr 6,5—7,0 mm langen normalen Larve etwa entspricht. Durch dieses Verhalten unsrer Larve dürfte aber ein völlig einwandsfreier Beweis erbracht sein, daß in dem vorliegenden Falle normale Entwicklung auch bei völliger Ausschaltung von Rückenmark und Hinterhirn möglich war.

Fassen wir nun unter Hinzuziehung dieses letzten,

besonders beweiskräftigen Falles alle unsre Erfahrungen in dieser Richtung zusammen, so kann meines Erachtens kein Zweifel mehr bestehen, daß wenigstens bei dem bisher vorliegenden Versuchsmaterial in einer frühen Embryonalperiode dem Zentralnervensystem keinerlei Einfluß auf die Entwicklung zukommt. Alle Beweise, die WOLFF weiterhin anführt, um die Abhängigkeit der Entwicklung vom Zentralnervensystem darzutun, beziehen sich auf regeneratorische und nicht primäre Entwicklungsvorgänge und werden uns späterhin näher beschäftigen.

Was nun weiterhin die hierhergehörigen Mißbildungen anbetrifft, so liegt zunächst in den von WEBER und ALESSANDRINI beobachteten Fällen ein Beispiel aus der Teratologie vor, welches ebenfalls sehr zugunsten einer völligen Unabhängigkeit der Entwicklungsvorgänge vom Zentralnervensystem sprechen dürfte. Bei vollkommenem Fehlen gewisser Rückenmarksabschnitte samt ihrer Spinalganglien und peripheren Nerven bei neugeborenen Tieren zeigte in den zugehörigen Körperabschnitten weder die gröbere anatomische Anordnung der Organe, noch die feinere mikroskopische Struktur derselben bis auf gewisse Ausnahmen irgendwelche Abweichungen vom Normalen. NEUMANN (36), der auf diese Mißbildungen vor kurzem wieder aufmerksam gemacht hat, betont mit Recht, daß sie das Prinzip der Selbstdifferenzierung in eklatantester Weise zum Ausdruck bringen.

Nur ein Gewebe scheint in bezug auf dieses Prinzip eine Ausnahme zu machen; nämlich das Muskelgewebe. Die erwähnten Mißbildungen zeigten in den in Frage kommenden Partien vollkommenes Fehlen der Muskulatur. Gerade für die Muskulatur ist der Einfluß des Zentralnervensystems nach pathologischen Erfahrungen beim Menschen seit WALLER und CHARCOT wohl bekannt. Allerdings handelt es sich hier um postembryonale Verhältnisse, die selbstverständlich nicht ohne weiteres auf die embryonale Entwicklung übertragen werden dürfen. In jüngster Zeit hat sich mit der Beeinflussung der Muskulatur durch das Zentralnervensystem, besonders in der Periode der Entwicklung, NEUMANN (36) eingehend unter Zugrundelegung eines größeren Materials beschäftigt und ist dabei zu recht merkwürdigen Resultaten gekommen. Er faßt diese in folgenden drei Sätzen (S. 463) zusammen:

1) Die erste Entwicklung der Muskeln erfolgt unter dem Einflusse der Nervencentra und unter Vermittlung der aus denselben hervorwachsenden motorischen Nervenbahnen. Eine Selbstdifferenzierung der Muskeln findet nicht statt.

2) Nachdem die Muskeln entstanden, geschieht ihre Ernährung und ihr späteres Wachstum während der Embryonalperiode unabhängig vom Zentralorgan; sie haben sich von dem Einflusse desselben emanzipiert.

3) Erst im postembryonalen Leben stellt sich wieder ein Abhängigkeitsverhältnis her; die »trophischen Zentren« des Rückenmarks (und Gehirns) treten in Wirksamkeit.

Er kommt zu diesem Ergebnis durch einen Vergleich der Befunde bei den oben erwähnten tierischen Mißbildungen mit denen der menschlichen Teratologie bei Anencephalie und Amyelie. Wie NEUMANN selbst hervorhebt ist dieses Resultat »überraschend, anscheinend paradox«. Er begnügt sich auch, den »merkwürdigen Tatbestand zu konstatieren« und verzichtet auf jeden Erklärungsversuch.

Bekanntlich fand SCHAPER bei seiner anencephalen und amyelitischen Froschlarve auch normal entwickelte Muskulatur. NEUMANN glaubt dies darauf zurückführen zu können, daß die Operation in einer zu späten Periode, seiner zweiten, wo »Nerven und Muskeln bereits in ihrer Anlage vorhanden waren«, ausgeführt wurde. Wie ich mich an den SCHAPERschen Präparaten überzeugen konnte, kann davon jedoch nicht die Rede sein. Das Rückenmark ist bei Beginn des Versuchs noch durchweg epithelial. Neuroblasten sind noch nicht zu sehen, ebensowenig sind selbstverständlich Wurzeln oder gar periphere Nerven vorhanden. Die Muskulatur befindet sich noch in dem Stadium der undifferenzierten Myotome. Es scheint mir, daß die Befunde an den vorliegenden Mißbildungen ebenso wie die experimentellen Ergebnisse auch ohne jenes »paradoxe Resultat« zu erklären sind und dürfte es wegen der Wichtigkeit der Frage wohl am Platze sein, etwas näher darauf einzugehen.

Prüfen wir zunächst die Gründe, die NEUMANN für seine Auffassung beibringt. Die WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen sollen zunächst beweisen, daß die erste Muskelentwicklung nur unter nervösem Einfluß vor sich gehe. Ist es nun sicher, daß die in den erwähnten Fällen fehlenden Muskeln nie gebildet waren? Kann das Fehlen derselben nicht auch dadurch erklärt werden, daß die ursprünglich gebildete Muskulatur späterhin degeneriert ist? Gegen die Möglichkeit einer solchen Degeneration hat

sich besonders HERBST (17, S. 48) ausgesprochen, weil nach seiner Meinung die Zeit zwischen der definitiven Ausbildung der histologischen Struktur (d. h. der Zeitpunkt, an welchem die Muskelfasern »solid« werden), die beim Menschen erst in einer sehr späten Embryonalperiode (im 5. bis 7. Monat in den Extremitäten) ihr Ende erreichen soll, und dem Lebensende der erwähnten Mißbildungen für das Zustandekommen einer Degeneration zu kurz wäre.

Hiergegen ist zunächst einzuwenden, daß wir über die Schnelligkeit der Degeneration in embryonaler Zeit absolut keine Erfahrungen besitzen. Andrerseits ist nicht recht einzusehen, warum die Degeneration erst nach Vollendung der inneren Struktur der Muskulatur eingetreten sein soll[1]). Viel richtiger wäre es, zu behaupten, daß die ev. Degeneration erst nach Ausbildung der anatomischen Differenzierung der einzelnen Muskelgruppen begonnen habe. Denn gerade die merkwürdige Beschreibung, die WEBER[2]) von der Anordnung der die Muskeln ersetzenden Fettlamellen wie der Sehnen gibt, muß sofort die Vermutung aufkommen lassen, daß die Muskeln in ihrer normalen topographischen Anordnung einmal existiert haben müssen. Jedenfalls wüßte ich nicht, wie diese

[1]) Selbst wenn wir annehmen, daß die Muskulatur sich erst vollständig differenziert hat und dann degenerierte, ist der Zeitraum zur Degeneration noch ein recht bedeutender. Die Ergebnisse der Untersuchungen beim Menschen sind natürlich nicht ohne weiteres auf Tiere (und um solche handelt es sich bei den erwähnten Mißbildungen) zu übertragen. Nach MAC CALLUM (30) ist entgegen der von HERBST citierten MINOTschen Anschauung die Extremitätenmuskulatur (z. B. der Sartorius) beim Menschen schon bei einer Länge des Embryo von 13—17 cm (also etwa 4 Monate Alter) vollkommen histologisch differenziert. Beim Schweine ist die innere Struktur der Muskeln nach BARDEEN (S. 393) bereits beim Embryo von 35 mm Länge vollkommen fertiggestellt, also in einem Alter von 5—6 Wochen. Die zweite ALESSANDRINIsche Mißbildung, welche ein ausgetragenes Schwein bietet, blieb also nach der ev. Ausbildung der Muskulatur noch über die Hälfte der Entwicklungszeit am Leben. Beim Rind (bei der WEBERschen, wie der einen der ALESSANDRINIschen Mißbildungen handelte es sich um neugeborene reife Kälber) bietet die lange Tragperiode von 10 Monaten, wenn wir hier entsprechend der etwa gleich langen Tragperiode wie beim Menschen die endgültige Ausbildung der Muskulatur etwa in die gleiche Zeit verlegen, wie wir sie vom Menschen erwähnt haben, noch wesentlich günstigere Gelegenheit zur Ausbildung der Degeneration.

[2]) WEBER (51, S. 551) berichtet darüber: »Die Sehnen einiger Muskeln wurden präpariert, z. B. die Achillessehne und die Sehnen der Streckmuskeln der Zehen; sie gingen von den Knochen aus, denen die Muskeln angehören sollten; auf der andern Seite endigten sie sich aber in sehnige Häute. An Stelle der Muskellamellen, welche sich an die sehnigen Häute ansetzen sollten, waren Fettlamellen vorhanden.«



Anordnung sonst zu erklären wäre. Die Degeneration kann wohl schon eingesetzt haben, ehe die histologische Differenzierung vollendet war, nicht aber vor Ausbildung der topographischen Abgrenzung der einzelnen Muskeln. Dieser Zeitpunkt liegt aber in außerordentlich früher Periode der embryonalen Entwicklung. Nach Bardeen und Lewis (6) ist die topographische Anordnung der gesamten Muskulatur beim Menschen schon beim Embryo von 20 mm Länge (Alter von 5—6 Wochen) im großen und ganzen wie beim erwachsenen Menschen zu finden. Ähnlich wird es sich wahrscheinlich auch beim Schwein und Rind verhalten, und es bleibt also zwischen diesem Zeitpunkt und dem Ende des fötalen Lebens eine bedeutende, für das Zustandekommen einer eventuellen Degeneration wohl ausreichende Zeit.

Noch ein Umstand verdient für die Frage der Degeneration bei diesen Mißbildungen Beachtung. Durch ein von Harrison (15) ausgeführtes Experiment, das uns später noch eingehend beschäftigen soll, ist nahegelegt worden, daß Muskulatur, die sich nach Unterbrechung der Verbindung mit dem Zentralnervensystem entwickelt, besonders leicht zur Degeneration neigt. Jedenfalls konnte er bei unter solchen Umständen entwickelter Muskulatur Vacuolisation konstatieren, die er als Folge des Fortfalls des Einflusses des Zentralnervensystems auffaßt. Dieses Moment trifft ganz bei den Weber-Alessandrinischen Mißbildungen zu: die hier nach unsrer Annahme ursprünglich gebildete Muskulatur stand zu keiner Zeit in Verbindung mit dem Zentralorgan, und dieser Umstand hat vielleicht dazu beigetragen, daß diese embryonale Muskulatur besonders leicht einer so hochgradigen Degeneration verfiel, daß nirgends mehr Spuren von Muskelfasern zu finden waren.

Den Herbstschen Argumenten lassen sich also zum mindesten ebenso gewichtige gegenüberstellen, die für die Möglichkeit einer sekundären Degeneration sprechen.

Nicht nur die erwähnte typische Lagerung der Sehnen und der die Muskeln ersetzenden Fettlamellen, sondern schon die bloße Anwesenheit von normal gebildeten Sehnen und von Fettlamellen an Stelle der fehlenden Muskellamellen machen die Annahme einer früheren Ausbildung der Muskulatur zum wenigsten wahrscheinlich.

Leider existieren über die Ausbildung der Sehnen keinerlei genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Nach der Darstellung von Bardeen (5, S. 394) scheinen die auswachsenden und durch zahlreiche Kernteilungen kernreicher werdenden Fortsätze der Muskelzellen den Anstoß zur Ausbildung der Sehnen zu geben, indem

sich das umgebende Mesenchym, mit dessen Zellen die Muskelfasern sich verbinden, in ein dichteres Gewebe umwandelt und in längs verlaufende Züge anordnet. Nach ROUX (43) ist die Anordnung der Sehnenfasern ein direktes Produkt der durch Muskeltätigkeit verursachten Spannungen. Für die Regeneration der Sehnen ist kürzlich experimentell durch OSCAR LEVY (24), einem Schüler ROUXs, nachgewiesen worden, daß bei Beseitigung des durch die Muskelkontraktion veranlaßten Zuges eine normale Regeneration nicht stattfindet. »Nach Muskelexstirpation tritt in dem jungen Keimgewebe zwischen den beiden Sehnenstümpfen die Bindegewebsfaserbildung verspätet und abnorm schwach auf und das neugebildete Bindegewebe zeigt nicht die typische Struktur der einfachen Tenotomienarbe, die bei Einwirkung des Muskelzuges entsteht« (S. 61). Andrerseits konnte LEVY den direkten Einfluß des Zuges auf die Richtung der Bindegewebszüge ebenfalls experimentell nachweisen. Wenn wir auch diese Ergebnisse zunächst nur mit Vorsicht auf unsre Verhältnisse übertragen dürfen, so ist es doch sicher schwer verständlich, daß sich die Sehnen ohne den regulierenden Einfluß der Muskeln vollkommen normal auch in der Verlaufsrichtung ihrer Fasern entwickelt haben sollen. Andererseits deuten die Fettlamellen doch direkt auf eine Degeneration der Muskellamellen und Ersatz durch Fett hin.

Unser auf obigen Überlegungen basierter Erklärungsversuch der in Frage stehenden Befunde scheint mir der Gesamtheit des Tatsachenmaterials mehr Rechnung zu tragen, als die entsprechenden Versuche andrer Autoren. Jedenfalls scheinen mir von solchen Gesichtspunkten aus die WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen sehr entschieden dafür zu sprechen, daß einerseits eine erste Entwicklung der Muskulatur stattgefunden hat und zwar ohne Einfluß von seiten des Zentralnervensystems, und daß andrerseits in noch früher Embryonalperiode eine Degeneration eben dieser Muskulatur einsetzte, die schließlich unter fettiger Metamorphose zu völligem Schwunde derselben führte[1]).

[1]) Ich verhehle mir nicht, daß auch meine Deutung der Befunde bei den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen noch gewisse nicht ganz leicht zu beseitigende Schwierigkeiten bietet. Besonders ist zu beachten, daß die Sehnen und Muskeln zur Zeit der beginnenden Degeneration noch eine minimale Größe im Verhältnis zu der beim ausgetragenen Fötus (bei den Muskeln die entsprechenden Fettlamellen) haben mußten. Es bedarf noch der Erklärung, auf welche Weise sich die Sehnen auch nach Zugrundegehen der Muskeln normal weiter entwickeln konnten und die Fettlamellen eine dem Wachstum der Umgebung entsprechende Vergrößerung erfahren haben. Was

Daß die erste Muskeldifferenzierung bis zur Querstreifung auch ohne den Einfluß des Zentralnervensystems stattfindet, haben auch die Befunde des SCHAPERschen Experiments nahegelegt, bei welchem, wie schon erörtert, keinerlei nervöse Verbindung zwischen Muskulatur und Rückenmark nachzuweisen war. Eine weitere Stütze findet diese Anschauung in den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, welche die zeitliche Beziehung zwischen dem Einwachsen von Nervenfasern in das Myotom und der Muskeldifferenzierung festzustellen suchten. Diese stimmen nun ganz und gar nicht mit der Behauptung HERBSTS überein, nach welcher (S. 47) »die vorderen wie die hinteren Nervenstränge des Rückenmarks vor Differenzierung der Muskeln auszuwachsen beginnen«. Nach BARDEEN (5) haben sich bei Schweinsembryonen schon vor dem Erscheinen von Nerven im Myotom Spindelzellen gebildet, die durch lange Fortsätze ausgezeichnet sind und longidutinal verlaufende Fasern einzeln oder in Bündeln aufweisen, sowie eine allerdings noch unbestimmte Querstreifung erkennen lassen (S. 374). S. 383 sagt derselbe Autor: »The myotomes reach a considerable degree of development before the spinal nerves begin to grow out from the spinal cord and the spinal ganglia. About the time the process of extension of the ventrolateral portion of the myotomes in to the thoracic wall begins, the early rudiments of the spinal nerves appear.« Die auswachsenden Nerven sind noch längere Zeit (S. 384) vom Eindringen in die Muskelsubstanz durch Mesenchymmassen gehindert, die zwischen sie und die Muskeln gelagert sind, und auch wenn die Nerven hineingedrungen sind (d. h. mit dem in die Muskeln eindringenden Mesenchym passiv »without any immediate relation to the myotome« [S. 398] hineingelangt sind), schreitet die Muskeldifferenzierung wie vorher ohne wesentliche Änderung fort, so daß es

den ersten Punkt betrifft, so ist hervorzuheben, daß wahrscheinlich der zur Ausbildung normaler Sehnen notwendige Zug auch später nach der Degeneration der Muskeln in ähnlicher Weise wie vorher fortgewirkt hat. Die Sehnen setzten statt an die Muskeln an die von WEBER beschriebenen sehnigen Häute an, welche ihrerseits mit den Knochen verbunden waren. Entsprechend dem Weiterwachsen der Knochen wurden die Sehnen also immer in der zu ihrem eignen normalen Wachstum notwendigen Spannung erhalten. — Die Vergrößerung der Fettlamellen läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß zwischen die sich stetig vergrößernden bindegewebigen Septen der ursprünglichen Muskulatur entsprechend dem Wachstum der Umgebung (gleichsam zur Raumausfüllung) Fettmassen abgelagert wurden, eine Erklärung, die nach den Erfahrungen der Pathologie recht wahrscheinlich ist. — Übrigens dürfte die Anwesenheit der Fettlamellen bei der Annahme, daß die Muskulatur nie vorhanden gewesen sei, noch weit schwerer zu erklären sein.

sich nach BARDEEN nur um zwei gleichzeitig nebeneinander ablaufende Prozesse handelt. Es ist daraus also nicht zu schließen »that a causal connection exists between the nerves and differentiations of muscles«. Ähnlich berichtet HARRISON (14), daß bei *Salmo salar* die Knospen in der Rückenflosse schon am 63. Tage gesehen werden, während es erst am 84. Tage gelingt, die Nerven in die Flossenanlage hinein zu verfolgen. »Die Muskelanlagen werden erst sekundär mit den motorischen Nerven verbunden« (NUSSBAUM, 38, S. 230)[1]).

Endlich konnte auch ich hochdifferenzierte Muskulatur bei einer 6 mm langen Froschlarve beobachten, bei der es nicht gelang, an die Muskulatur herantretende Nervenfasern nachzuweisen.

Im Anschluß an das SCHAPERsche Experiment ist neuerdings ebenfalls experimentell durch HARRISON (15) direkt der Nachweis erbracht worden, daß die Muskulatur sich vollkommen normal entwickeln kann, nachdem das Zentralnervensystem (Rückenmark und Spinalganglien) exzidiert worden und zwar in einer so frühen Zeit (bei Froschlarven von 2,9 und 3,7 mm), daß noch keinerlei »histologische Differenzierung im Nerven- oder Muskelsystem« vor der Ausführung der Operation vorhanden sein konnte. Die Schnitte durch die Larven, die bis zum Aufbrauch des Dotters gelebt hatten, zeigten, daß bei vollkommenem Fehlen des Zentralnervensystems und der peripheren Nerven die Differenzierung der dem exzidierten Rückenmarksabschnitte zugehörigen Muskulatur völlig normal war (Fibrillen, Querstreifung und Sarkolemm waren normal entwickelt).

Nach diesen Betrachtungen, welche das ganze vorhandene Tatsachenmaterial in Erwägung zogen und uns eine entsprechende Übereinstimmung zwischen den Befunden bei den erwähnten Mißbildungen und den Ergebnissen der experimentellen und entwicklungsgeschichtlichen Forschung zeigten, dürfte der erste Satz NEUMANNS (vgl. S. 73) kaum noch zu Recht bestehen können. Vielmehr erscheint mir dadurch

[1]) Erwähnenswert dürften auch die Beobachtungen sein, die BRAUS (7) über die Entwicklung der Muskulatur und des Nervensystems bei Selachiern machte. Er konnte nämlich feststellen, daß ein gewisser Somit (*T*) bei Spinax »Muskelfasern produzierte an den typischen Stellen, die sich bis zum Verschwinden des ganzen Myotoms — dieses geht nämlich später zu Grunde — erhielten«, während er in keinem Entwicklungsstadium Nerven »weder in Form dorsaler noch ventraler Wurzelanlagen« beobachten konnte. Bei einem andern Somit (*U*), der noch eine weitere Differenzierung erfährt als der Somit *T*, ehe er zugrunde geht, war auch nur ein Rudiment einer Nervenanlage, niemals ein in den Somiten eindringender Nerv zu finden. Auch diese Beobachtungen sprechen für eine weitgehende Selbstdifferenzierung der Muskulatur.

sichergestellt, daß die erste Entwicklung der Muskulatur ohne nervösen Einfluß nach dem Prinzipe der Selbstdifferenzierung (Roux, 43, II. S. 232) vor sich geht. Auch Nussbaum (38) hält es in seiner zusammenfassenden Darstellung der neuesten Forschungsergebnisse über die Beziehungen von Nerv und Muskel für »festgestellt, daß das Wachstum embryonaler Muskeln bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Nervensystem« (l. c. S. 253) erfolgt. —

Nun die zweite Periode Neumanns (vgl. Satz 2 S. 73). In ihr sollen die Muskeln nicht unter dem Einfluß des Nervensystems stehen, sondern »nachdem sie entstanden, geschieht ihre Ernährung und ihr späteres Wachstum während der Embryonalperiode unabhängig vom Zentralorgan«. Zu dieser Auffassung kommt Neumann nach den Beobachtungen an menschlichen Mißbildungen von Anencephalie und Amyelie auf Grund folgender Überlegung. Bei diesen Mißbildungen wird die Muskulatur bekanntlich immer in angeblich normalem Zustande gefunden. Dies erklärt sich nach Neumann einfach dadurch, daß das Zentralnervensystem ursprünglich vorhanden war und erst später zugrunde ging, nachdem es den ersten Impuls zur normalen Entwicklung der Muskulatur gegeben hatte. Stünde nun die gebildete Muskulatur auch in dieser zweiten Periode unter dem Einflusse des Zentralnervensystems, so müßte sie, schließt Neumann weiter, nach dem Zugrundegehen des Zentralnervensystems ebenfalls gelitten haben und degeneriert sein. Da dies nun, wie die Befunde der erwähnten Mißbildungen ergeben, nicht der Fall ist, so sollen wir nach Neumann annehmen, daß die Muskulatur in dieser Periode unabhängig vom Zentralorgan ist.

Gegen diese Argumentation Neumanns ist zunächst anzuführen, daß die Zeit für das Zustandekommen einer völligen Degeneration bei diesen Mißbildungen wohl eine zu kurze war[1]), denn sie beträgt, wie aus unten folgenden Erörterungen hervorgehen wird, wahrscheinlich nicht mehr als etwa 2—3 Monate. Um die Länge der Zeit, die für eine eventuelle Degeneration in Frage kommt, d. h. die Zeit, die zwischen dem Zugrundegehen des Zentralnervensystems und dem Lebensende des Fötus liegt, zu bestimmen, müssen wir vor allem versuchen, den Zeitpunkt des Eintritts der Entwicklungsstörung im Zentralnervensystem festzustellen. Maßgebend hierfür sind besonders zwei

[1]) Der Grund, der für das Erhaltensein der Muskulatur von andrer Seite (Herbst, Wolff) angeführt wird, nämlich die Intaktheit der Spinalganglien und sensiblen Wurzeln, soll vorläufig beiseite gelassen werden und uns weiter unten beschäftigen.

Momente: die Mißbildungen weisen einerseits periphere Nerven und Spinalganglien auf, andrerseits ist das Fehlen des Rückenmarks stets mit totaler Rachischisis verbunden. Der Prozeß, der nach der Meinung der meisten Autoren gleichzeitig das Rückenmark zerstörte und den hinteren Schluß der Wirbelbogen verhinderte, muß also 1) nach Ausbildung der Spinalganglien und peripheren Nerven; 2) vor dem Schluß der Wirbelbogen eingesetzt haben. Der erste Umstand spricht gegen eine ganz frühe Zeit, der zweite gestattet, den Zeitpunkt jedenfalls nicht notwendig vor dem 3. bis 4. Monat (entsprechend einer Steiß-Scheitellänge des Embryo von 10—15 cm) zu verlegen. Herbst (l. c. S. 52) nimmt zwar an, daß die Störung spätestens in der 8. Woche stattgefunden haben kann, weil nach Minot beim menschlichen Embryo von 8 Wochen die knorpligen Wirbelbogen nur ein kurzes Stück zu beiden Seiten des Rückenmarks dorsal hervorragen, der Wirbelkanal also auf diesem Stadium noch offen ist. Nun ist aber meiner Meinung nach nicht der Zeitpunkt für unsre Frage entscheidend, wo die Wirbelbogen zu beiden Seiten dorsal hervorzusprossen beginnen, sondern derjenige, wo eine dorsale Vereinigung derselben zuerst konstatiert werden kann. Dieser Moment würde dann allerdings die äußerste zeitliche Grenze für das Zustandekommen des Prozesses setzen. Wenn nun sonst keine Anhaltspunkte für früheren Eintritt der Entwicklungsstörung vorhanden sind, so ist kaum ein Grund vorhanden, weshalb dieselbe nicht mehr oder weniger kurze Zeit vor Eintritt des Verschlusses eingetreten sein sollte. Nach Hertwig (16, S. 571) kommt es erst im 4. Monate zu einem vollständigen Verschmelzen der knorpligen Wirbelbogen. Ist nun die Entstehung der Mißbildungen die Folge einer Wassersucht, wie es von zahlreichen Forschern auch heute noch angenommen wird, so könnte diese auch nachträglich noch zu einem Zugrundegehen der bereits geschlossenen Wirbelbogen (durch Druckatrophie) führen, so daß eine vorhandene Rachischisis nicht notwendigerweise für eine vor dem 4. Monat einsetzende Mißbildung zu sprechen braucht. Doch selbst unter Beiseitelassung dieser letzten Möglichkeit sind wir immerhin berechtigt, den Zeitpunkt der Entstehung der Mißbildung in den 3. bis 4. Monat zu verlegen.

Ziehen wir noch in Erwägung, daß alle diese Mißbildungen nur eine relativ kurze Zeit gelebt haben, — denn es handelt sich immer um Frühgeburten von etwa 30 cm Körperlänge, also eines Alters von etwa 6—7 Monaten — so ist jedenfalls sicher, daß die Zeit, die für eine Degeneration in Betracht käme, recht kurz, bedeutend kürzer

ist, als bei den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen. Letztere sind erstens bedeutend früher (etwa 2—3 Monate) entstanden, und haben außerdem drei oder mehr Monate länger gelebt; denn es handelt sich bei den tierischen Mißbildungen um ausgetragene Früchte. —

Das Fehlen einer ausgesprochenen Degeneration der Muskulatur bei diesen amyelitischen Mißbildungen ist also wohl zu erklären, ohne daß wir annehmen müßten, daß in der vorliegenden Embryonalperiode eine Beeinflussung der Muskulatur von seiten des Nervensystems **nicht** bestände.

Hätten die Mißbildungen länger gelebt, so wäre es wahrscheinlich auch zu einer Degeneration der Muskulatur gekommen. Es ist endlich nicht einmal sicher, ob die Muskulatur in den beobachteten Fällen tatsächlich immer vollständig intakt gewesen ist. Nur eine genaue mikroskopische Untersuchung, die meist nicht vorgenommen wurde, hätte darüber Aufschluß geben können. LEONOWA (25) berichtet überdies, daß die Muskulatur in ihrem Falle auffallend fettreich gewesen ist. Vielleicht ließe sich schon dieser Befund im Sinne einer beginnenden Degeneration verwerten. — Wahrscheinlich ist zur Erklärung für die fehlende Degeneration auch noch der Umstand in Betracht zu ziehen, daß die Muskulatur nach ihrer ersten Entwicklung bei diesen Mißbildungen sicher eine Zeitlang in nervöser Verbindung mit dem unversehrten Zentralnervensystem gestanden hat. Wir haben früher (S. 75) im Anschluß an die Befunde eines HARRISONschen Experiments das vollkommene Fehlen eines nervösen Zusammenhanges der gebildeten Muskulatur mit dem Zentralnervensystem zum Teil dafür verantwortlich gemacht, daß sich bei den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen eine so hochgradige Degeneration ausbilden konnte, und dementsprechend ließe sich vielleicht zur Erklärung des Fehlens (oder jedenfalls einer Verzögerung) einer Degeneration bei den amyelitischen Mißbildungen der Umstand heranziehen, daß hier ein nervöser Zusammenhang ursprünglich sicher eine Zeitlang bestanden hat. Gerade das Vorhandensein von peripheren motorischen Nerven [1]) in diesen

[1]) Allerdings ist von manchen die Anwesenheit motorischer Nerven bei den amyelitischen Mißbildungen geleugnet worden. MONAKOW (34) spricht sogar von »einem ausnahmslosen Fehlen der vorderen Wurzeln bei Amyelie«; jedoch beruht dies nach NEUMANN »jedenfalls auf einem Irrtume« (l. c. S. 460). Für die Mehrzahl der Fälle steht das Vorhandensein motorischer Nerven sicher fest. Ich konnte folgende zusammenstellen, bei denen dieses von den Autoren besonders hervorgehoben wird: WEBER (51), NEUMANN (36), VERAGUTH (50, Fall 1), MANZ (35), FRASER (12), v. RECKLINGHAUSEN (zitiert nach NEUMANN, S. 469), NUSSBAUM (38). Von den Fällen, in denen die vorderen Wurzeln gefehlt haben und die

Fällen beweist, daß schon hochdifferenzierte Muskulatur (nach unsrer vorherigen Auseinandersetzung findet die Differenzierung zum größten Teil schon vor Hinzutreten der Nerven statt) noch in nervösem Zusammenhange mit dem Zentralorgan war. — Besonders interessant in dieser Richtung ist ein Befund Nussbaums (l. c. S. 253), der die Nerven des Oberarmes bei einer solchen Mißbildung präparierte und feststellen konnte »daß in der ganzen Anordnung derselben bis tief in die Muskeln hinein keine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten vorhanden war«[1].

---

peripheren Nerven an Volumen reduziert gewesen sein sollen, sind besonders die von Leonowa (25), Petrén und Veraguth (50, Fall 3) zu nennen. Nur bei Leonowa finden sich genauere Maße und eine vergleichende Gegenüberstellung der betreffenden Nerven mit den entsprechenden eines etwa gleich alten gesunden Fötus. Die Differenzen sind nun eigentlich sehr gering (nicht einmal ein Viertel) und kaum für ein vollkommenes Fehlen des motorischen Anteils zu verwerten. Außerdem scheinen gewisse Beobachtungen Leonowas dafür zu sprechen, daß n ihrem Falle eine spätere Degeneration der motorischen Nerven stattgefunden hat, daß sie also ursprünglich gebildet waren. Es zeigten sich eigenartige »runde Gebilde im Querschnitt des Ischiadicus (ähnlich auch im Nervus glutaeus), welche zentral hohl sind und deren Wände mit körnerartigen Elementen ausgekleidet sind«. Verfasserin vermutet wohl mit Recht, daß es sich hier um die Residuen der fehlenden motorischen Bündel handelt. Auch Nussbaum (38, S. 255) hält es zum mindesten für wahrscheinlich, daß in dem Leonowaschen Falle motorische Nerven angelegt gewesen und erst später degeneriert sind. Dieser Autor macht auch noch besonders darauf aufmerksam, daß die Leonowasche Mißbildung »noch durch eine nicht gleichartig im Nervensystem vorschreitende Rückbildung ausgezeichnet gewesen sein müsse«, indem zwar die peripheren sensiblen Fasern der Rückenmarksnerven normal waren, der Opticus aber der Fasern entbehrte, »obwohl die Bedingungen für das Vorhandensein derselben in dem vorhandenen und mit einer Retina ausgestatteten Auge ebensogut vorhanden waren, wie für die sensiblen Nerven in den Spinalganglien«. Es lagen also hier kompliziertere, schwer aufzudeckende Verhältnisse vor. Es verdient vielleicht noch erwähnt zu werden, daß nur in den wenigsten Fällen der erwähnten Mißbildungen absoluter Mangel des Rückenmarks tatsächlich vorhanden ist (Veraguth, 50, S. 12). Recht oft sind noch Reste des Gehirns und Rückenmarks und zwar auch Vorderhornzellen nachzuweisen. Gerade in den beiden Fällen von Veraguth und Leonowa wird nun ausdrücklich hervorgehoben, daß auch mikroskopisch keine Spur von Rückenmark zu finden war. Vielleicht veranlasste dies die sicher nicht hochgradige Degeneration der peripheren motorischen Nerven, während in den übrigen Fällen die Vorderhornreste dazu beitrugen, die motorischen Nerven vor jeglicher Degeneration zu bewahren.

[1]) Gerade dieser Nussbaumsche Befund bietet in gewisser Beziehung große Schwierigkeiten. Würde die Zerstörung des Zentralnervensystems erst kurze Zeit vor dem Lebensende des Fötus eintreten, so könnte man verstehen, daß die Nervenverzweigungen bis tief in die Muskulatur anzutreffen sind. Da aber zwischen diesen beiden Zeitpunkten wahrscheinlich mehrere Monate liegen, so

Solche Erfahrungen legen meines Erachtens die Annahme nahe, daß auch der ursprüngliche Zusammenhang der Muskulatur mit dem Zentralorgane dieselbe eine längere Zeit vor der Degeneration bewahrt hat.

Unsre Analyse der amyelitischen Mißbildungen hat jedenfalls ergeben, daß nicht die geringste Notwendigkeit vorliegt, mit NEUMANN aus ihnen zu folgern, daß in einer zweiten Periode die Muskulatur unabhängig vom Nervensystem sei. Damit wird natürlich auch die paradoxe Annahme NEUMANNS unnötig, zwischen die erste Embryonalperiode und die letzte (resp. die postembryonale Lebenszeit) eine Periode einzuschieben, die im Gegensatz zu der vorhergehenden wie der folgenden steht. Der Einfluß des Zentralnervensystems auf das Wachstum, die Erhaltung und normale Funktion der Muskulatur entwickelt sich vielmehr von einem noch nicht näher zu bestimmenden Zeitpunkt inmitten der Embryonalperiode ab in stetig zunehmendem Maße, um schließlich im postembryonalen Leben jene außerordentliche Bedeutung zu gewinnen, wie sie uns genugsam aus den physiologischen und pathologischen Erscheinungen des ausgebildeten Organismus bekannt ist.

Durch unsre Darlegung dürfte auch die Anschauung HERBSTS (l. c. S. 53), daß den Spinalganglien ein morphogenetischer Einfluß auf die Entwicklung zukomme, ihre Hauptstütze verloren haben. Das Zusammentreffen des Fehlens der Muskulatur und der Spinalganglien bei den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen, andrerseits der Intaktheit

ist schwer zu erklären, wie bei der beträchtlichen Größenzunahme der Muskulatur (entsprechend einer Vergrößerung des ganzen Embryo von 12—15 cm auf etwa 30 cm) auch die Nerven mit diesem Wachstum gleichen Schritt halten und überall hin, auch in das neugebildete Muskelgewebe, gelangen konnten. Ein gegen die Peripherie zu fortschreitendes Wachstum motorischer Nerven nach Zerstörung der Zentren im Rückenmark würde mit der heute geläufigsten Anschauung über die Entwicklung peripherer Nerven kaum vereinbar sein. Es könnte sich dementsprechend in den feinen Verzweigungen eigentlich nur um sensible Fasern handeln, die durch die Intaktheit der Spinalganglien auch die Fähigkeit des Weiterwachsens bewahrt haben. Sensible Nervenendigungen sind mit ziemlicher Sicherheit von LEONOWA nachgewiesen worden. Über das Verhalten der motorischen Nervenendigungen in solchem Falle liegen leider keinerlei Untersuchungen vor. Sollten einmal bei einer derartigen Mißbildung wohlausgebildete motorische Nervenendigungen in den Muskeln gefunden werden, so würde dies einen schwerwiegenden Einwand gegen die obige Anschauung über das Wachstum der peripheren Nerven darstellen. Diese Anschauung hat überdies durch eine kürzlich erschienene Arbeit von BETHE (6a) sehr viel von ihrer Sicherheit eingebüßt. Seine Befunde über selbständige Nervenregeneration nach völliger Trennung vom Zentralorgan legen die Vermutung nahe, daß auch die Entwicklung peripherer Nerven unabhängig vom Zentralorgan stattfinden kann.

der Muskulatur und gleichzeitigem Vorhandensein der Spinalganglien bei den amyelitischen ließ allerdings nur zu leicht die Vermutung einer derartigen Rolle der Spinalganglien in bezug auf die Entwicklung der Muskulatur aufkommen. Jedenfalls schien es unmöglich zu sein, die verschiedenen Befunde sonst eindeutig zu erklären. Von unsern jetzigen Gesichtspunkten aus dürften aber diese Schwierigkeiten wohl größtenteils beseitigt sein.

Für die Entwicklung im allgemeinen besteht sicherlich keinerlei Abhängigkeit von den Spinalganglien. Das beweisen am schönsten neben den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen die Experimente von HARRISON und das von uns ausgeführte Experiment mit Abschneidung der dorsalen Körperhälfte bei Froschlarven. Aber auch für die Muskulatur ist durch die Experimente von HARRISON der positive Nachweis erbracht, daß in der Entwicklungszeit den Spinalganglien keinerlei formative Bedeutung für sie zukommt. Auch die WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen sprechen dafür; natürlich nur, wenn unsre Annahme zu Recht besteht, daß die Muskulatur hier sekundär degeneriert ist.

Für eine spätere Zeit bietet sich für die Annahme der Spinalganglien als trophischer Zentren für die Muskulatur in keinerlei Erfahrung an Tierexperimenten oder solcher der menschlichen Pathologie ein Anhaltspunkt. Besonders wertvoll dürften uns hier die pathologischen Erfahrungen vom Menschen sein, da die Fälle von Anencephalie und Amyelie ja ebenfalls menschliche Mißbildungen betreffen. Es wäre danach recht merkwürdig, wenn die trophische Beziehung zwischen Zentralnervensystem und Muskulatur im Laufe der Entwicklung sich so prinzipiell ändern sollte, daß sie ursprünglich durch das sensible und späterhin durch das motorische Neuron vermittelt würde. Hiergegen wendet HERBST (l. c. S. 55) ein, daß »etwas, welches ein Mittel zur Erhaltung von etwas anderm repräsentiert, keineswegs dieses andre hervorgerufen zu haben braucht«. Nun handelt es sich aber für uns bei der Entstehung und Erhaltung der Muskulatur gar nicht um zwei so prinzipiell verschiedene Dinge. Daß die Muskulatur zu ihrer ersten Entwicklung überhaupt keiner nervösen Beeinflussung bedarf, steht für uns ziemlich fest. Zwischen derjenigen embryonalen Zeit, die der ersten Entwicklung der Muskulatur folgt, und der postembryonalen Periode, die für uns nur in Frage kommen, können wir aber keineswegs einen prinzipiellen Unterschied einsehen. In beiden Perioden beobachten wir an der Muskulatur einerseits Erhaltung des Bestehenden, andrerseits durch stete Neudifferenzierung

bedingtes Wachstum. Es ist also mehr als wahrscheinlich, daß die zu dieser Histogenese und Erhaltung etwa notwendige Beeinflussung von seiten des Zentralnervensystems in beiden Perioden sich gleich verhalten und aus gleicher Quelle zugeführt werden wird.

Die Erfahrungen aus der menschlichen Pathologie zeigen uns bekanntlich einen ausgesprochenen Einfluß der Vorderhornzellen auf die Muskulatur. Wenn auch die Experimente an Tieren (Durchschneidung motorischer Nerven) bisher keine sicher beweisenden Resultate geliefert haben[1]), wie HERBST (l. c. S. 55) ausführt, so ist doch diese Tatsache nach den Erfahrungen der menschlichen Pathologie[2]) so allgemein bekannt, daß kaum näher darauf eingegangen zu werden braucht und ich glaube, es besteht auch heute noch die Behauptung zu Recht, daß ein Einfluß auch auf die Erhaltung der Muskulatur in embryonaler Zeit wahrscheinlich ausschließlich dem motorischen Neuron zukommt.

Als Beleg für die Bedeutung der sensiblen Nerven für den trophischen Zustand der Muskulatur werden von HERBST besonders die Experimente von LONGET (27) angeführt. LONGET selbst führte das Nachlassen der Muskelerregbarkeit nach Durchschneidung des Trigeminus auf die notwendige Mitverletzung der sympathischen Nervenfasern zurück (der sogenannten grauen Nervenfasern, wie er sich ausdrückt). Hierdurch entstehe nach seiner Meinung eine Störung der Zirkulation, die schädigend auf die Muskulatur wirke und dadurch ihre Erregbarkeit herabsetze. Diese Erklärungsweise läßt sich allerdings heute, was die Bedeutung der Zirkulationsstörung betrifft, kaum noch halten. Andrerseits legen aber die Experimente von HEIDENHAIN, durch welche eine trophische Bedeutung der sympathischen Nerven für die Drüsenfunktion nachgewiesen wurde, vielleicht die Annahme nahe, daß den sympathischen Nervenfasern im allgemeinen eine trophische Bedeutung zukommt. Speziell für die Muskulatur gewinnt diese Annahme durch die Untersuchungen GAULES

---

[1]) Vor allem deshalb, weil sie fast stets an gemischten Nerven vorgenommen wurden und also wegen der Mitverletzung der sensiblen Fasern nicht eindeutig sind. Übrigens konnte HÜRTHLE (19) nach Durchschneidung des Facialis beim Kaninchen eine weitgehende Atrophie der Gesichtsmuskeln konstatieren.

[2]) Ein unzweideutigerer Beweis für die trophische Bedeutung des motorischen Neurons als die konstant zu beobachtende Muskelatrophie bei der Poliomyelitis, der Erkrankung der Vorderhornzellen, bei der die hinteren Wurzeln ganz intakt sind und nur das motorische Neuron zerstört ist, ist wohl kaum zu verlangen. Merkwürdigerweise berücksichtigt HERBST dies fast gar nicht.

(12a) an Wahrscheinlichkeit, welcher nach operativer Entfernung des Ganglion cervicale inferius Veränderungen im Psoas und Biceps beobachtete, die er als spezifisch trophische auffassen zu können glaubt. Auch wird für andre trophische Störungen im Gesicht, wie sie in der Pathologie als Hemiatrophia faciei bekannt sind, von vielen Autoren (z. B. JENDRASSIK, 20) angenommen, daß sie zum Teil auf Läsionen des Sympathicus beruhen. Bei dieser Affektion sind außerdem von MENDEL (31) schwere Veränderungen im Trigeminus gefunden worden, die demnach gerade als Belege für die trophische Bedeutung des sensiblen Nerven herangezogen werden könnten. Doch sind wohl fast alle Autoren darüber einig, daß hierbei primär nicht die Muskulatur schwindet, sondern der Schwund der Muskulatur eine sekundäre Folge der Atrophie der Haut (MÖBIUS, 32) oder nach andern Autoren (BITOT und LANDÉ, 26, u. a.) des Bindegewebes ist. Für die Muskulatur würden diese Fälle also auch nichts beweisen. Übrigens konnte MENDEL (31), bei der einzigen bisher vorgenommenen Sektion eines solchen Falles, auch nur eine Verdünnung der Gesichtsmuskelfasern, nirgends Zeichen einer Entartung konstatieren.

Es führte zu weit, alle Erfahrungen aus dem großen Gebiete der Trophoneurosen heranzuziehen. Sie interessieren uns hier ja nur so weit, als sie die Muskulatur betreffen. Für diese ist aber als einzig wirklich gesicherte Tatsache der durch die motorischen Nerven vermittelte Einfluß der Vorderhornzellen anzusehen.

Einen eindeutigen experimentellen Beweis für die Bedeutung der sensiblen Nerven als trophischer Nerven gibt es nicht. Die Versuche von COUTY (10), die in dieser Absicht unternommen wurden und zu einem negativen Resultate geführt haben, verwirft HERBST allerdings als nicht stichhaltig, weil ja die Verbindung zwischen Muskulatur und Spinalganglien durch die vorgenommene Durchschneidung der hinteren Wurzeln absolut nicht gestört war[1]). Noch schlimmer steht es um unsre Kenntnis über die funktionelle Bedeutung der Spinalganglien selbst. Erfahrungen über die Wirkung einer experimentellen Entfernung derselben gibt es, abgesehen von den

[1]) Ob mit Recht, bleibt noch zu entscheiden. Durch die später zu erwähnenden GAULEschen Versuche (12b) ist es jedenfalls wahrscheinlich gemacht, daß ein ev. Einfluß von seiten der Spinalganglien auf die Muskulatur nur auf dem Wege über die hinteren Wurzeln stattfindet. Danach würde den COUTYschen Versuchen wohl eine gewisse Bedeutung zukommen (vgl. auch die Anmerkung auf S. 87).

JOSEPHschen (21) Experimenten, überhaupt nicht. Diese Experimente, bei welchen nach Exstirpation des zweiten Cervicalnerven Haarausfall beobachtet wurde, sind aus verschiedenen Gründen als nicht beweiskräftig anzusehen (vgl. hierzu SAMUEL [46], S. 210). Sie sind nach SAMUEL ihrer Natur nach (nämlich besonders deshalb, weil die Tiere zu zeitig getötet wurden) »nicht geeignet, einen atrophischen Haarausfall, d. h. einen durch trophischen Innervationsdefekt hervorgerufenen, bleibenden Wachstumsdefekt zu demonstrieren«. GAULE (12b) hat bei Kaninchen Spinalganglien angestochen und im Anschluß daran Veränderungen in der Muskulatur beobachtet, die er als trophische auffaßt, und zwar bedingt »durch eine durch Reizung hervorzubringende Veränderung der in voller Funktion befindlichen Ganglienzellen« (S. 17). Es ist allerdings vielfach (HERING u. a.) der Annahme widersprochen worden, daß es sich hierbei um wirklich trophische Veränderungen handelt. Jedenfalls geht unzweideutig aus den Experimenten hervor, daß ein ev. Einfluß von seiten der Spinalganglien nur auf dem Wege über die hinteren Wurzeln und das Rückenmark durch die motorischen Nerven stattfindet. (Bei Exstirpation der hinteren Wurzeln blieb er aus [S. 17]. Bei Gelingen des Versuchs fanden sich Veränderungen in den Vorderhornzellen[1]).) Schon deshalb ist also ein ähnlicher Einfluß von seiten der Spinalganglien auf die Muskulatur bei unsern Mißbildungen zu verneinen; denn immer fehlte bei diesen das Rückenmark, welches denselben hätte übertragen können. Auch die Pathologie der Spinalgan-

[1]) In ähnlicher Weise scheinen Reize, die von den sensiblen Nerven ausgehen, auf die Muskulatur wirken zu können. Wenigstens deuten darauf gewisse Beobachtungen hin, welche man bei den Muskelatrophien gemacht hat, die im Anschluß an Gelenkerkrankungen auftreten und auch experimentell durch Erzeugung artificieller Gelenkentzündungen (RAYMOND, HOFFA) hervorgerufen werden können. Wie nämlich HOFFA nachweisen konnte, daß die letzterwähnten Atrophien nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln nicht eintreten, so sprechen nach CASSIRER (11, S. 74) auch klinische Erfahrungen dafür, daß die Atrophien die indirekte Folge einer durch die Entzündung veranlaßten Reizung der sensiblen Gelenknerven sind, und zwar in der Weise, daß der Reiz durch die hinteren Wurzeln auf die Vorderhornzellen übertragen wird und dort dynamische Veränderungen hervorruft, als deren Folge die Atrophien eintreten. Es handelt sich also um pathologische Reizzustände, die von den sensiblen Nerven ausgehend durch die Vorderhornzellen auf die Muskulatur wirken. Daraus ist natürlich keineswegs zu schließen, daß auch normalerweise eine Beeinflussung der Muskulatur von seiten der sensiblen Nerven existiert. Die COUTYschen Versuche sprechen sogar dagegen. Die erwähnten Atrophien sind nur die Folge der Alteration der Vorderhornzellen; einen direkten Zusammenhang mit dem von dem sensiblen Nerven ausgehenden Reize anzunehmen, sind wir keineswegs berechtigt.

glien ist ein noch wenig bebautes Feld. Das Wenige, was wir wissen, umfaßt fast ausschließlich die Befunde bei der Tabes dorsalis. Bei dieser finden sich nun tatsächlich recht oft Degenerationen der Zellen wie der Fasern der Spinalganglien (REDLICH, 42, S. 149), ferner Degenerationen in den peripheren Enden der sensiblen Nerven. Die Muskulatur wird jedoch stets normal befunden. In jenen wenigen bisher bekannten Fällen, in denen man bei der Tabes Muskelatrophie beobachtete, fanden sich, soweit untersucht wurde, gleichzeitig bei der Sektion Veränderungen in den Vorderhörnern oder den vorderen Wurzeln und peripheren Nerven[1]).

Bei der Syringomyelie, bei der die trophischen Störungen eine so hervorragende Rolle spielen, konnte SCHLESINGER (49) auch, wenn untersucht wurde, intakte Spinalganglien konstatieren. Die Beobachtungen sind jedoch noch zu vereinzelt, um ein eindeutiges Urteil zu ermöglichen.

Jedenfalls spricht keine der erwähnten Beobachtungen für die HERBSTsche Annahme[2]). Es sei jedoch ausdrücklich hervorgehoben, daß die Frage nach der ev. Bedeutung der Spinalganglien als trophischer Organe noch einer eingehenderen Bearbeitung bedarf.

Weder die Ergebnisse der bisher angestellten Experimente (LOEB, SCHAPER, RAFFAELE, HARRISON) noch die Analyse entsprechender tierischer und menschlicher Mißbildungen haben in früher Embryonalperiode irgend welche funktionelle Beziehungen zwischen Zentralnervensystem und der normalen Gestaltung und Differenzierung des übrigen Organismus aufdecken können. Alle Beobachtungen weisen vielmehr darauf hin, daß zwischen Zentralnervensystem und dem Rest des Organismus keine andern Beziehungen bestehen, als zwischen den übrigen Organen untereinander. Haben uns die BORNschen Versuche (4) belehrt, daß die einzelnen Organe in völliger Unabhängigkeit voneinander ihren typischen Entwicklungsgang

---

[1]) Herr Privatdocent Dr. FÖRSTER hat kürzlich mehrere solcher Fälle untersucht und war so liebenswürdig, die bezüglichen Befunde, die noch nicht veröffentlicht sind, mir mündlich mitzuteilen.

[2]) In einer neueren, während der Drucklegung dieser Abhandlung erschienenen Arbeit kommt NEUMANN (36a) nach einer scharfen Kritik ebenfalls zu dem Resultat, daß die »HERBSTsche Theorie sehr unwahrscheinlich ist« (S. 649). Wenn er sie aber besonders deshalb »paradox« nennt, weil sie die Annahme eines doppelsinnigen Leitungsvermögens der sensiblen Nerven erfordert, so ist ihm nach dem heutigen Stand unsrer Kenntnisse in dieser Beziehung keineswegs absolut beizustimmen. Mancherlei experimentelle und klinische Erfahrungen scheinen sogar direkt für ein doppelsinniges Leitungsvermögen der Nerven zu sprechen (vgl. CASSIRER, l. c. S. 50).

durchlaufen, so daß beliebige isolierte Teilstücke eines Organismus sich ungestört weiter entwickeln können, sofern sie nur zu eigner Ernährung befähigt sind, — so können wir auf Grund unsrer heutigen Erfahrungen jetzt hinzufügen, daß dieses den einzelnen Teilen des werdenden Organismus immanente Selbstdifferenzierungsvermögen auch in völliger Unabhängigkeit von dem Zentralnervensystem besteht; daß, mit andern Worten, das Zentralnervensystem während einer gewissen frühen Entwicklungsperiode keinerlei nachweisbare morphogenetische Funktion auf den sich entwickelnden Organismus ausübt.

In dieser Periode entwickeln sich also sämtliche Organe selbständig ohne irgend welche funktionelle Abhängigkeit. Der Organismus befindet sich auf dem »Stadium der organbildenden Entwicklung« (Roux), in welchem sich die verschiedenen Organe auf Grund einer immanenten Energie in einer ganz bestimmten Richtung ohne wesentliche Beeinflussung durch äußere Reize nach dem Prinzipe der Selbstdifferenzierung entwickeln.

Allmählich geht der Organismus in die zweite Periode, die Periode »der funktionellen Entwicklung« über. In ihr tritt einerseits eine ganz spezifische Funktion der einzelnen Organe, wie eine mehr und mehr zunehmende funktionelle Abhängigkeit der Organe voneinander, im besondern des ganzen Organismus vom Zentralnervensystem zutage. »It is now that the functional coöperation of all the organs of the body is absolutely necessary for further developement, growth, and life in general, and therefore the absence of an important organ, and especially of the central nervous system, must be fatal and lead to the death of the organism« (Schaper, 48, S. 8).

Der Zeitpunkt, in welchem der Organismus in diese zweite Periode Roux's (das Stadium der Erhaltungsfunktion des Organismus) eintritt, ist nicht nur für verschiedene Tierklassen, sondern auch für die einzelnen Teile eines und desselben Organismus zweifellos sehr verschieden. Zu den Organsystemen, welche am frühesten zu ihrer Erhaltung und Fortentwicklung der Verbindung mit dem Zentralnervensystem bedürfen, gehört vielleicht in erster Linie die Muskulatur. Auch legen es die Befunde von Weigert (54), Zander (55) usw. nahe, daß eine frühzeitige Beziehung zwischen Gehirn und Nebennieren besteht, indem diese Forscher bei Fehlen einzelner Teile des Gehirns Fehlen oder rudimentäre Entwicklung der Nebenniere beobachten konnten.

II. Teil. Einfluß des Zentralnervensystems auf die Regeneration.

Die Erscheinungen der Regeneration setzen in vieler Beziehung einem Eindringen in das Wesen derselben noch größere Schwierigkeiten entgegen als die der embryonalen oder »typischen« Entwicklung. Mag die »atypische s. regulatorische Entwicklung« (ROUX) im großen Ganzen recht oft völlig mit der normalen übereinstimmen, oder, wie ROUX sich ausdrückt, »der Hauptsache nach unter derselben Form sich vollziehen«, so liegt doch keinerlei Berechtigung vor, die Ergebnisse, die wir für die normale Entwicklung in bezug auf unsre aufgeworfene Frage gewonnen haben, ohne weiteres auf die Vorgänge der Regeneration anzuwenden und umgekehrt. Eine solche Identifizierung dieser beiden Prozesse, wie sie besonders WOLFF und MOSZKOWSKI vorgenommen haben, erklärt auch ROUX für unzulässig. Wie schon HERBST hervorhebt, hätte besonders WOLFF seinen eignen Untersuchungen über die Linsenregeneration entnehmen können, daß die regeneratorischen Vorgänge absolut anders verlaufen können, als die normale Entwicklung. Es ist daher notwendig, auch die Bedeutung des Zentralnervensystems für die Regeneration zunächst in allen Einzelheiten gesondert zu prüfen, um erst im Anschluß hieran etwaige Übereinstimmungen zwischen Regeneration und primärer Entwicklung bezüglich der vorliegenden Frage konstatieren zu können.

Über die Frage nach der Bedeutung des Zentralnervensystems für die Regeneration liegen bereits zahlreiche experimentelle Untersuchungen vor. Bei einer Nebeneinanderstellung der hierbei an dem verschiedensten Material gewonnenen Ergebnisse ist in erster Linie vor voreiligen Analogieschlüssen zu warnen. Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Regenerationsfähigkeit, die bei niederen Tieren so außerordentlich groß ist, mit dem Aufsteigen in der Tierreihe mehr und mehr abnimmt. Versuche an Vertretern weit auseinanderliegender Tierklassen dürfen also nicht ohne weiteres miteinander in Parallele gestellt werden. Aus gleichen Gründen haben wir uns zu hüten, direkte Vergleiche anzustellen zwischen Versuchen an ganz jungen mit solchen an erwachsenen Tieren. Gerade dieser letzte Punkt ist oft übersehen worden, so z. B. von WOLFF, indem dieser Autor die an erwachsenen Tieren gewonnenen Resultate ohne weiteres zur Entscheidung der in Frage stehenden Probleme für die Regeneration im allgemeinen heranzieht, obwohl es zweifellos feststeht, daß die Regenerationsfähigkeit mit dem Alter des Tieres abnimmt.

Schon die Art des regeneratorischen Vorganges in embryonaler Periode unterscheidet sich bei höheren Tieren nach Roux zum Teil wahrscheinlich prinzipiell von der im erwachsenen Zustande der Individuen (43, II. S. 837); »während in früher Embryonalperiode die Regeneration mehr durch Umordnung und Umdifferenzierung der Zellen zustande kommt, vollzieht sie sich im erwachsenen Zustande dagegen mehr durch Neubildung der Zellen«. Die Regenerationsfähigkeit liegt »in einem Rest embryonaler Stoffe (Reserveidioplasson) in den Zellen, welcher in Tätigkeit tritt, sobald und soweit er nicht durch den Widerstand der physiologischen Umgebung daran gehindert wird«. Viele Autoren halten sogar die Anwesenheit embryonaler Zellen für das Zustandekommen einer Regeneration für notwendig. Gleichzeitig mit dem Verluste an selbständiger Erhaltungsfähigkeit geht nach Roux (43, I. S. 373) den Zellen im Alter auch die »embryonale Indifferenz« und damit die Fähigkeit der Regeneration verloren. Es ist ferner a priori wahrscheinlich, daß ein eventueller Einfluß von seiten des Zentralnervensystems auf die Regeneration bei erwachsenen Individuen, wo dem Zentralorgan auch zur normalen Erhaltung anerkanntermaßen eine viel größere Bedeutung zukommt, als beim Embryo, sich wesentlich anders verhalten wird, wie beim Embryo. Jedenfalls fordert eine derartige Überlegung dazu auf, die Untersuchungen an jungen Tieren, von denen an erwachsenen zunächst scharf zu trennen und für jede Lebensperiode den Einfluß des Zentralnervensystems auf die Regeneration besonders zu prüfen, ehe wir allgemeine Schlüsse aus den Ergebnissen ziehen können.

Im folgenden sollen nun zunächst die unsre Frage betreffenden Versuche an Wirbellosen besprochen werden, an welche sich die an jungen und schließlich die an erwachsenen Wirbeltieren angestellten anreihen mögen.

Bei Wirbellosen (verschiedenen Crustaceen) hat unter andern Herbst (17, 18) zur Beobachtung der Regeneration die Augen exstirpiert und gefunden, daß sich, wenn er den Stiel mit entfernte, nur antennenähnliche Organe regenerierten; wenn er dagegen das Auge allein abschnitt, und der Stiel erhalten blieb, Augen regenerierten. Ebenso bekam er bei der Gattung *Porcellana*, bei welcher das Augenganglion im Cephalothorax am Gehirn liegt, ebenfalls nach Exstirpation der Augen mit dem Stiel (wobei das Ganglion unversehrt blieb) stets wieder neue Augen, nie aber Antennulae. »Die Alternative, ob an Stelle eines exstirpierten Auges wieder ein Auge oder ein Fühler regeneriert wird, ist durch die An- oder Abwesenheit

der Augenganglien entschieden.« Er folgerte aus diesen Versuchen: »Die Entstehung neuer Augen an Stelle amputierter ist also als eine formative Reizwirkung zu betrachten, welche von den Zentralorganen der Photoreception auf die Elemente der Wundfläche ausgeübt wird« (17, S. 41). Ähnlich konnte PRZIBRAM (39) bei Crustaceen konstatieren, daß zur Regeneration der Augen die Intaktheit der zugehörigen Ganglien notwendig ist. Auf der andern Seite jedoch hatte CARRIÈRE (9) schon früher bei ähnlich ausgeführten Experimenten an Mollusken feststellen können, daß nach Amputation eines Fühlers, der Augen- und Fühlerganglien enthielt, normale Regeneration des Fühlers und der Augen eintrat. PRZIBRAM (40) beobachtete außerdem bei Crustaceen trotz Läsion der zugehörigen Ganglien Regeneration der Extremitäten, sowie der Antennen und Scheren.

Die Gegenüberstellung dieser so entgegengesetzte Resultate liefernden Versuche ist sehr lehrreich. Sie weist eindringlichst darauf hin, daß wir durchaus nicht berechtigt sind, die auf Grund einzelner Versuche gewonnenen Ergebnisse ohne weiteres zu verallgemeinern. Wir finden hier bei derselben Tierklasse (den Crustaceen) für gewisse Organe (Extremitäten usw.) typische Regeneration auch nach Entfernung des zugehörigen Zentralorgans, während beispielsweise das Auge zu seiner Regeneration eines intakten Zentralorgans zu benötigen scheint. Wir finden weiterhin, daß sich dasselbe Organ (Auge) bei verschiedenen Tierklassen (Crustaceen und Mollusken) in der Abhängigkeit seiner Regenerationsfähigkeit vom Zentralnervensystem gerade entgegengesetzt verhält. Jedenfalls geht daraus hervor, daß wir mit ebensoviel oder vielmehr ebensowenig Recht sagen könnten, die Unabhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem sei durch die CARRIÈREschen Versuche erwiesen, wie MOSZKOWSKI (33, S. 443) behauptet, daß die HERBSTschen Versuche »besonders beweisend« für die Abhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem seien. Eine bestimmte Entscheidung unsrer Frage ist eben aus den bisher bei Wirbellosen gewonnenen Resultaten noch nicht zu treffen.

An Wirbeltieren beobachtete zuerst BARFURTH (3) Regeneration der abgeschnittenen Schwanzspitze bei *Axolotl*, nachdem er ein Stück des Rückenmarks mit Wirbelsäule und angrenzenden Geweben excidiert hatte. Späterhin durchtrennte er bei Larven von *Rana fusca* das Rückenmark und die Chorda an zwei Stellen, um eine ev. Anastomosenbildung zwischen den Schwanznerven und jenseits der Durchschneidungsstelle gelegenen Nerven möglichst zu verhindern

und fand, daß auch hier normale Regeneration der abgeschnittenen Schwanzspitze eintrat. BARFURTH schloß aus diesem Ergebnisse, daß »mit größter Wahrscheinlichkeit die Regeneration unabhängig vom Zentralnervensystem« erfolge.

Vor kurzer Zeit machte RUBIN (44), ein Schüler BARFURTHS, auf dessen Anregung Versuche, um durch künstlich gesetzte Defekte im Zentralnervensystem die Folgeerscheinungen derselben auf die Regeneration zu prüfen. Er verfuhr dabei nach dem Vorbilde SCHAPERS, indem er bei 4—5 mm langen Larven von *Rana fusca* das Gehirn durch einen Schnitt entfernte, und beobachtete die Regeneration des amputierten Schwanzes. Die vollständige Entfernung des Gehirns hatte in keinem einzigen Falle einen hemmenden Einfluß auf die Regeneration des Schwanzes. Es ist jedoch hervorzuheben, daß bei diesen Versuchen das Rückenmark, dessen ev. Einfluß die Regeneration an Extremitäten und Schwanz vorerst unterstellt sein mußte, vollkommen intakt blieb. Die Anordnung des Experiments war also eigentlich nicht geeignet, zur Entscheidung der Frage nach der Bedeutung des Zentralnervensystems für die Regeneration verwendet zu werden, was auch RUBIN sich nicht verhehlt.

Jüngere Amphibien betreffen auch die Versuche, deren Material und Ergebnisse mir Herr Professor SCHAPER gütigst überließ, und über die später ausführlich berichtet werden soll.

An ausgewachsenen Tritonen stellte besonders WOLFF (53) zahlreiche, unsre Frage betreffende Versuche an. Er faßt seine Ergebnisse in den Worten zusammen (S. 330), »daß die Nerventätigkeit einen Einfluß auf die Regeneration der hinteren Extremitäten von *Triton* ausübt, dürfte durch die Versuche bewiesen sein«.

Seine ersten Versuche, in denen er mit einem feinen Laubsägenblatt von einer Schnittwunde aus in den Wirbelkanal einging und dessen Inhalt, also vor allem das Rückenmark, auskratzte, ergaben allerdings das Resultat, »daß in der andauernd gelähmten und anästhetisch gebliebenen Extremität ein neuer Fuß regeneriert wurde«. Dieses Ergebnis war jedoch nach WOLFFS Auffassung nicht beweisend, weil die Spinalganglien dabei intakt geblieben waren, denen er mit HERBST eine formative Funktion zuschreibt. Deshalb stellte er weitere Versuche an, bei welchen er ein ganzes Stück Wirbelsäule mit Rückenmark und Spinalganglien excidierte. Doch fast alle Tiere gingen ihm eher zugrunde, als

Regeneration hätte eingetreten sein können. Bei weiteren Experimenten amputierte er daher zunächst den Fuß und ließ ihn bis zur Schaufelform regenerieren. Erst dann nahm er die erwähnte Operation an der Wirbelsäule vor. Bei einer derartigen Versuchsanordnung ließ sich zwar ev. feststellen, »ob ein bereits eingeleiteter Regenerationsprozeß ohne Nerveneinfluß weitergeführt würde«. Doch können wir WOLFF nicht zustimmen, wenn er glaubt, damit auch die Frage im allgemeinen beantwortet zu haben, ob das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Regeneration ausübe, denn es ist nach später (vgl. S. 95) zu erwähnenden Versuchen von RUBIN wahrscheinlich gemacht, daß zwischen der Einleitung des Regenerationsprozesses und seiner Fortsetzung bezüglich des Einflusses des Zentralnervensystems ein prinzipieller Unterschied besteht.

Die nach obiger Methode behandelten Tiere konnte nun WOLFF eine längere Zeit am Leben erhalten und an ihnen mit Ausnahme von sechs nicht den geringsten Fortschritt am Regenerationsstumpf wahrnehmen. Gerade diese sechs Ausnahmen sind aber von besonderer Wichtigkeit; denn an ihnen stellte sich nach einiger Zeit ein Fortschritt ein, der bei einigen noch zur Regeneration eines wohlgebildeten Fußes führte. Diese Ergebnisse scheinen eigentlich dafür zu sprechen, daß ein Einfluß von seiten des Rückenmarks auf die Regeneration nicht bestehe; und doch verwendet sie WOLFF gerade im entgegengesetzten Sinne, weil nach seiner Meinung ein Fortschritt der Regeneration erst eingesetzt habe, nachdem die nervöse Verbindung mit dem Rückenmark wieder eingetreten sei. Er sieht wohl mit Recht[1]) als einen »Beweis der Wiederherstellung der zentralen Verbindung« den Eintritt der Sensibilität und Motilität an. »Bei allen (diesen sechs) Tieren ist nun, sagt er, die Sensibilität, bei einigen auch eine gewisse Motilität zurückgekehrt.« Hierzu ist zunächst folgendes zu bemerken: Die Sensibilität in einer Extremität läßt sich mit Sicherheit nur prüfen, wenn das Tier im stande ist, die betreffende Extremität wenigstens reflektorisch zu bewegen. Die eintretende Abwehrbewegung ist für uns das einzige sichtbare Zeichen dafür, daß Sensibilität vorhanden ist. Ist Bewegung in der betreffenden Extremität nicht möglich, so kann sich die Sensibilität derselben allerdings noch in einer Bewegungsreaktion des ganzen Tieres dokumentieren. Hierbei sind wir aber großen Täuschungen ausgesetzt, und nur wenn alle

[1]) Wenigstens bei erwachsenen Tieren. Daß sich ganz junge Larven in dieser Beziehung anders verhalten, haben wir vorher gesehen.

Nebenreize auf den übrigen Körper vollkommen ausgeschaltet werden können, darf man davon sprechen, daß das Tier in der betreffenden Extremität Sensibilität besitzt, weil der ganze Körper auf Reizung der Extremität reagiert. Diese Nebenreize sind aber keineswegs ausschaltbar, wenn man die Sensibilität auf die Weise prüft, wie WOLFF, der mit einer Pinzette die Extremität fest klemmte. Bei dieser Prüfung wird die mechanische Erschütterung der Extremität allzuleicht auf das ganze Tier fortgepflanzt, so daß eine darauf folgende Reaktion recht wenig beweisend ist. Es ist also wohl kaum zu weit gegangen, wenn ich vermute, daß die Annahme WOLFFS, daß seine Versuchstiere in der regenerierten Extremität Sensibilität aufwiesen, zum großen Teil auf einer Täuschung beruhe. Bei dieser Unsicherheit des physiologischen Beleges wäre eine genauere mikroskopische Untersuchung, d. h. der Verfolg der Extremitätennerven bis zum Rückenmark wohl notwendig gewesen. Erst diese hätte beweisen können, ob tatsächlich ein Zusammenhang zwischen Extremitäten und normalen Rückenmarkspartien vorhanden war.

Was die spontane Beweglichkeit betrifft, so war eine solche bei dreien von diesen sechs Larven in der regenerierten Extremität überhaupt nicht zu beobachten. Auch sonst bestand ein arges Mißverhältnis zwischen dem Vorhandensein der Motilität an einer Extremität und dem Grade der Regeneration. Gerade bei den Tieren, die die weitgehendsten Regenerationen zeigten (Larve II, IV und V), war Motilität (und wahrscheinlich auch Sensibilität) nicht zu beobachten. Bei Larve I zeigte der linke Fuß ganz schwache Beweglichkeit und nur drei deutliche Zehen; der rechte blieb immer gelähmt und regenerierte drei vollständige und eine rudimentäre Zehe. Ich sehe also eigentlich gar keinen Zusammenhang zwischen Regeneration und Eintritt der Sensibilität und Motilität. Denn nicht die Beispiele sind als maßgebend hervorzuheben, wo sich aus irgend welchen Ursachen Motilität und Sensibilität wieder hergestellt hat und gleichzeitig Regeneration eintrat, sondern die, wo ohne diese Wiederherstellung (also ohne daß WOLFF nachweisen konnte, daß eine erneute Verbindung der Extremität mit dem Zentralnervensystem eingetreten war) normale Regeneration beobachtet wurde. Die Versuche sprechen also eher gegen einen Einfluß des Zentralnervensystems auf die Regeneration als für einen solchen. Keineswegs wird man mit WOLFF auf Grund dieser Versuche die Abhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem für »bewiesen« (53, S. 330) halten dürfen.

Versuche an erwachsenen Amphibien, nämlich an *Siredon pisciformis*, hat auch Rubin (44) vorgenommen, indem er nach Durchschneidung der zuführenden Nerven in der Achselhöhle ein Vorderbein amputierte und die Regeneration desselben beobachtete. Er kam hierbei zu dem bemerkenswerten Resultate, daß die Regeneration eine Zeitlang normal von statten ging, daß aber späterhin der mangelnde nervöse Einfluß sich in einer immer stärker werdenden Verzögerung kundgab, bis schließlich völliger Stillstand eintrat. Besonders litt unter dem Fortfall der nervösen Verbindung die Regeneration der Muskulatur, bei welcher es überhaupt nicht zur Bildung »spezifischer Muskelsubstanz« kam.

Auch an erwachsenen höheren Wirbeltieren wurde die Regeneration mehrfach nach Durchschneidung der Nerven untersucht. Hierbei zeigte sich nun, daß gewissen Organen, z. B. den Knochen, eine außerordentlich große Regenerationsfähigkeit (Callusbildung bei künstlich gesetzten Frakturen) auch nach Unterbrechung der nervösen Verbindung mit dem Zentralorgan erhalten blieb (vgl. Barfurth, 2, S. 559).

Die Bedeutung des Zentralnervensystems für die Regeneration der Epidermis und der von ihr herstammenden Gebilde suchte Samuel (45) dadurch zu ermitteln, daß er bei Tauben die großen Flügelfedern herausriß, nachdem er vorher sämtliche Äste des Plexus axillaris reseciert hatte, und die Regeneration der Federn beobachtete. Jedesmal nach dem ev. Eintritte der Regeneration riß er die Federn von neuem aus, um so den Einfluß der Unterbrechung der nervösen Verbindung auch auf die wiederholte Regeneration, die bei normalen Tieren mehrere Male in der gleichen Weise vor sich zu gehen pflegt, zu studieren. Er kam hierbei zu folgenden Resultaten: Die erste Federregeneration litt nur sehr wenig unter dem Mangel an nervösen Einflüssen. Bei jeder folgenden machte sich die Unterbrechung der nervösen Verbindung fühlbarer geltend. »Zu voller Federlosigkeit der großen Schwungfedern kommt es aber nicht. Es bringt der bleibende Innervationsdefekt einen progressiven Wachstumsdefekt zuwege. Es tritt eine allmähliche Verminderung, aber kein Erlöschen der histogenetischen Energie ein« (S. 306).

Für die Regeneration der Muskulatur konnte Neumann (37) einen bedeutenden Einfluß von seiten des Zentralnervensystems feststellen, indem er nach Durchschneidung des Nervus peroneus die regenerativen Vorgänge an einem von diesem Nerven versorgten Muskel beobachtete. Er fand sieben Wochen nach der Durchschneidung, »daß die Narbe eine ziemlich breite, sehnige Inskription darstellte, die auf

eine bedeutende Hemmung des Regenerationsprozesses hinzudeuten schien«. Letztere Experimente sind in neuerer Zeit in ähnlicher Weise (Durchschneidung des Ischiadicus bei Kaninchen und Beobachtung der verletzten Wadenmuskulatur) und zwar scheinbar mit entgegengesetztem Resultate von KIRBY (21a) wiederholt worden. Er konnte Regeneration an der Verletzungsstelle konstatieren. HERBST (17, S. 57) hebt diesen Ergebnissen gegenüber wohl mit Recht hervor, »daß eine gewisse Skepsis am Platze sei«. Durchschneidung des Ischiadicus erzeugt unbedingt Degeneration der von ihm innervierten Muskeln; das steht durch vielfache Untersuchungen (MANTEGAZZA, ERB, VULPIAN usw., vgl. SAMUEL, 46, S. 198) fest. Es wäre nun schon merkwürdig, wenn hier keine Degeneration eingetreten sein sollte, so daß man die Muskelneubildung noch mehr anzweifeln muß. HERBST hat eine Reihe schwerwiegender Einwände gegen diese Ergebnisse vorgebracht, auf die wir jedoch an dieser Stelle nicht näher eingehen können. Jedenfalls bedürfen diese Versuche noch der Nachprüfung, wobei die HERBSTschen Einwände (vgl. 17, S. 57, 58) besonders zu berücksichtigen wären.

Die Beobachtungen an erwachsenen Wirbeltieren sind noch zu spärlich, um eine allgemeine Folgerung daraus ziehen zu können. Am bemerkenswertesten ist bisher die ziemlich gesicherte Tatsache, daß die verschiedenen Organe, ähnlich wie wir es auch bei Wirbellosen konstatieren konnten, sich in bezug auf die Regenerationsfähigkeit nach Unterbrechung der nervösen Verbindung recht verschieden zu verhalten scheinen.

Ich komme nun im Anschluß an diese kritische Betrachtung des bereits vorhandenen Materials experimenteller Ergebnisse zur Darstellung einiger neuer Versuche in dieser Richtung, die schon vor längerer Zeit (Sommer 1901) von Herrn Professor SCHAPER an Larven von *Triton taeniatus* von 30 mm Länge ausgeführt wurden. SCHAPER amputierte zunächst den Schwanz solcher Larven kurz hinter den hinteren Extremitäten, ging darauf mit einer feinen Glasnadel bis zu verschiedenen Höhen in den Wirbelkanal ein, um so durch wiederholtes Hin- und Herziehen der Nadel das Rückenmark zu zerstören. Gleichzeitig wurde die rechte hintere Extremität im Oberschenkel amputiert. Darauf wurden die Larven in LOCKEsche Flüssigkeit gebracht. Eine dieser Larven, die in bezug auf die Operationsresultate besonders instruktiv war, und bei welcher die Nadel bis etwas über die Mitte des Rumpfes eingeführt wurde, habe ich auf Veranlassung von Professor SCHAPER einer

genaueren mikroskopischen Untersuchung unterzogen, die uns im folgenden etwas eingehender beschäftigen soll. Zunächst sei das Wichtigste aus dem Protokoll mitgeteilt:

Tag der Operation: Die vorderen Extremitäten und der Kopf werden gleich nach der Operation ziemlich lebhaft und normal bewegt. Die hinteren Extremitäten sind völlig gelähmt und nach hinten ausgestreckt.

2. Tag: Die Larve, die im ganzen recht lebhaft ist, zeigt völlig normale Bewegungen des Vorderkörpers. Der vordere Teil des Rumpfes kann bis etwa zur Mitte nach beiden Seiten gekrümmt werden. Das hintere Rumpfende, sowie die hinteren Extremitäten sind völlig bewegungslos.

5. Tag: Die Operationswunde ist geheilt, die Regeneration des Schwanzes beginnt einzusetzen. Die Larve bewegt sich mit dem Vorderkörper sehr lebhaft und zieht beim Kriechen die vollständige bewegungslose Masse des hinteren Rumpfabschnittes hinter sich her.

8. Tag: Die Larve wird in reines Wasser übertragen.

11. Tag: An den hinteren Extremitäten sind Bewegungen nicht nachweisbar. Die rechte, im Oberschenkel amputierte Extremität zeigt einen am Ende etwas abgeplatteten, schaufelartigen Regenerationsstumpf, der schon die ersten Spuren von Zehenknospen trägt.

14. Tag: Die amputierte Extremität hat drei deutliche Zehen und eine vierte als Knospe entwickelt.

21. Tag: Der Schwanz hat ein einige Millimeter langes Stück regeneriert. Die hintere rechte Extremität zeigt fünf deutliche Zehen und ist im übrigen, soweit sich aus der äußeren Beschaffenheit schließen läßt, völlig normal regeneriert, nur ist sie noch etwas kürzer und schwächer als die linke. Beide hinteren Extremitäten sind vollständig bewegungslos und werden beide mit dem Fußrücken nach außen und abwärts gewendet nachgeschleppt. Desgleichen ist das hintere Schwanzende etwa bis an die Grenze des hinteren und mittleren Rumpfdrittels gelähmt. An dieser Stelle ist der Rumpf gewöhnlich seitlich (meist nach links) gekrümmt. Schwanz wie hintere Extremitäten sind auf Stichreize völlig unempfindlich. Die Larve hatte bis vorgestern Nahrung (Froschfleisch) zu sich genommen und war im übrigen recht kräftig und lebhaft; sie wird heute in ZENKERscher Flüssigkeit fixiert.

Die operierte Larve lebte also 21 Tage nach der Operation und regenerierte bis zu dieser Zeit einen vollständigen Fuß mit fünf wohlausgebildeten Zehen (Fig. 9 Taf. VI). Beide hinteren Extremitäten reagierten während der ganzen

Beobachtungsdauer nicht auf Reize und zeigten keine Andeutung von spontaner Beweglichkeit.

Wenngleich nun eine Zerstörung des Rückenmarks durch die Operation noch keineswegs gesichert war, so berechtigte doch die vollkommene Abwesenheit von Sensibilität und Motilität schon zu dem Schlusse, daß entweder jegliche Verbindung zwischen den Extremitäten und dem Rückenmark gestört war, oder daß letzteres durch die Operation in einen derartigen Zustand versetzt wurde, in dem es nicht mehr imstande war, eine ihm normalerweise zukommende Funktion zu erfüllen. Da sich nun der Fuß trotzdem normal regenerierte, so liegt die weitere Folgerung nahe, daß ein Fortfall der Rückenmarksfunktion ohne Einfluß auf die Regeneration ist, mit andern Worten, daß dem Rückenmarke in diesem Stadium noch keine morphogenetische Funktion für den Regenerationsvorgang zukommt. Hiergegen läßt sich — abgesehen von dem Einwande, daß die Spinalganglien eine morphogenetische Funktion besitzen, den wir schon im vorigen Kapitel auch bezüglich der Regeneration zurückgewiesen zu haben glauben — höchstens entgegnen, daß dem Rückenmark, wenn es auch nicht imstande war, seine motorischen und sensiblen Funktionen zu erfüllen, doch die morphogenetische Funktion erhalten geblieben sein könne. Abgesehen davon, daß es für eine derartige Annahme[1]) keinerlei positive Stütze gibt, läßt sie sich in unserm Falle durch die mikroskopische Untersuchung direkt widerlegen.

Diese an Serienquerschnitten der Larve vorgenommene Untersuchung ergab nämlich bezüglich des Rückenmarks folgendes: Dasselbe war nicht, wie durch die Operation beabsichtigt, in der hinteren Rumpfhälfte des Wirbelkanals vollkommen zerstört, sondern auch dort noch, allerdings in völlig verändertem Zustande, vorhanden. Die einfache Vergleichung der beigegebenen Fig. 17—20 (Taf. VII), in welchen das Rückenmark nach Querschnitten einander entsprechender Stellen (vorletztes Rumpfsegment) der operierten und einer etwa

---

[1]) Und doch hat WOLFF (53) eine solche Annahme gemacht, um zu erklären, warum die Regeneration bei seinen Experimenten eher eingetreten ist als Motilität und Sensibilität in der amputierten Extremität, obgleich ein von ihm selbst angestelltes Experiment (vgl. l. c. S. 330) das Gegenteil beweisen konnte, daß nämlich die morphogenetische Funktion eher zu erlöschen scheint als die motorische und sensible.

gleichlangen normalen Larve bei schwacher und stärkerer Vergrößerung dargestellt ist, wird besser als eine eingehende Beschreibung die hochgradige Veränderung illustrieren. In der normalen Larve (Fig. 18) füllt der Querschnitt des Rückenmarks etwa die Hälfte des Wirbelkanals aus und ist von dem diesen erfüllenden Bindegewebe durch einen breiten, überall deutlich abgrenzbaren Spaltraum (Lymphraum?) getrennt. Ganz anders bei der operierten Larve (Fig. 17). Als unscheinbarer Strang sicherlich nicht mehr als ein Zehntel des Hohlraumes des Wirbelkanals ausfüllend, liegt das Rückenmarksrudiment in weitmaschigem Bindegewebe eingebettet. Es erscheint auf dem Querschnitt (Fig. 19) als ein stark geschrumpftes Gebilde, welches von der typischen Struktur eines Amphibienrückenmarks absolut nichts erkennen läßt. Weder eine weiße Substanz noch eine graue, die auf diesem Stadium bei einer normalen Larve schon sehr weit und voluminös entwickelt sind (Fig. 20 Taf. VII), sind als solche vorhanden. Erstere ist repräsentiert durch ein unregelmäßiges Netzwerk von Strängen, welches durch die geschrumpften Septen gebildet wird und dessen Zwischenräume, die normalerweise von den Querschnitten des Achsenzylinders eingenommen werden, fast völlig leer sind, weshalb die Septa um so deutlicher hervortreten (Fig. 17 und 19 Taf. VII). Querschnitte von Achsenzylindern sind kaum wahrnehmbar. An Stelle der grauen Substanz findet sich eine ganz spärliche Menge geschrumpfter Kerne mit diffusem Chromatingerüst und ohne nachweisbaren Protoplasmaleib, welche die noch relativ am besten erhaltenen Ependymzellen (Fig. 19 Taf. VII) umgeben. T y p i s c h e G a n g l i e n z e l l e n s i n d n i r g e n d s z u s e h e n. Durch die eingeführte Nadel wurde also das Rückenmark in zweifacher Weise geschädigt. Das bereits Vorhandene verfiel zum großen Teil der Degeneration und wurde andrerseits an jeglicher Fortentwicklung gehindert.

Dieses so veränderte Rückenmark befand sich außerdem nicht mehr in direktem Zusammenhange mit den Extremitätennerven. Zunächst konnte n i r g e n d s e i n E i n- r e s p. A u s t r i t t v o n W u r z e l n nachgewiesen werden (Fig. 17 und 19 Taf. VII), was bei der normalen Larve mühelos gelingt (Fig. 18 und 20 Taf. VII). Zwar scheinen bei oberflächlicher Betrachtung auch an das pathologische Rückenmark wurzelähnliche Stränge heranzutreten. Nach genauer Prüfung erkennt man jedoch, daß es sich erstens wahrscheinlich nur um die Hüllen der alten Wurzeln handelt; dadurch daß die Fasern fast ganz fehlen, sind die Bindegewebszellen der Hüllen enger zusammengerückt, so daß deren Kerne viel deutlicher hervortreten als bei

normalen Wurzeln. Reste von Nervenfasern sind nur mit großer Mühe ganz spärlich zu erkennen. Andrerseits treten diese Stränge auch nirgends bis ans Rückenmark selbst heran, sondern enden schon in dem umgebenden Bindegewebe und durchziehen nirgends den Spaltraum, der sich zwischen Rückenmark und bindegewebiger Hülle ausdehnt, während bei der normalen Larve die Wurzeln gerade beim Durchgange durch diesen Raum besonders gut zu erkennen sind (vgl. Fig. 19 und 20 Taf. VII).

Nun reichte aber diese Veränderung im Rückenmark entsprechend dem Eindringen der Nadel nur eine gewisse Strecke kopfwärts hinauf. Es mußte daher untersucht werden, ob nicht etwa Nerven aus höheren normalen Rückenmarksteilen in die Extremität gelangt sein konnten. Der Plexus cruralis, dessen Äste die hintere Extremität innervieren, setzt sich nach Bronn (8, S. 240) aus drei Wurzeln zusammen, von denen die höchstgelegene erste zwischen vorletztem und letztem Stammwirbel, die zweite zwischen letztem Stammwirbel und dem Sacralwirbel, die dritte zwischen Sacralwirbel und erstem Schwanzwirbel hindurchgehen, um zum Rückenmark zu gelangen. Eine genaue Nachzählung der Wirbel ergab nun, daß in diesem Bereich das Rückenmark noch hochgradig verändert ist und daß diese Veränderung von hier aus mindestens noch drei Wirbel kopfwärts in ähnlichem Maße hinaufreicht. Gerade der in Frage kommende Teil des Rückenmarks ist in ähnlicher Weise verändert, wie es unsre Abbildungen zeigen. Selbst noch mehrere Segmente höher ließ sich ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Rückenmark der operierten und dem der normalen Larve erkennen. Schließich versuchte ich, um ganz sicher zu sein, daß nicht doch etwa höher gelegene, aus normalen Rückenmarksabschnitten stammende Wurzeln ihre Fasern in die Extremität gesandt haben, sämtliche Nerven der Extremität auf der Schnittserie bis zu den Spinalganglien und dem Rückenmark zu verfolgen. Die Verfolgung bis zu den Spinalganglien gelang mühelos, von einer etwaigen Anastomosenbildung mit höher gelegenen Spinalnerven war nichts zu sehen. Dabei zeigte sich ferner, daß die Nerven der hinteren Extremität nur zu denjenigen Spinalganglien in Beziehung traten, welche dem oben näher charakterisierten hochgradig veränderten Rückenmarksteil zugehörten. Bezüglich der Verfolgung der Wurzeln stellten sich auch bei allen diesen Nerven wiederum die oben geschilderten Schwierigkeiten ein. Zweifellose Nervenfasern waren kaum nachzuweisen, und überall handelte es sich nur um rudimentäre Wurzelstümpfe, die nirgends

einen kontinuierlichen Zusammenhang mit dem Rückenmarksrudiment erkennen ließen.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt also einerseits eine jede Funktion ausschließende Veränderung des Rückenmarks (dieses besteht wesentlich nur aus Ependymzellen und aus gliösen und bindegewebigen Septen) in den Partien, welche die nervösen Centra der hinteren Extremität darstellen, andrerseits das Fehlen jeglicher nervöser Verbindung zwischen Extremität und dem so veränderten Rückenmark wie auch mit höher gelegenen normalen Rückenmarkspartien. Sie bestätigt vollkommen unsre schon vorher aus den Lebenserscheinungen gewonnene Annahme, daß eine Beeinflussung der Regeneration von seiten des Rückenmarks bei unsrer Larve nicht bestanden haben konnte. Es scheint dementsprechend auch für die Regeneration der Satz zu gelten, daß dem Zentralnervensystem wenigstens in einem gewissen frühen Stadium kein Einfluß auf die Regeneration zukommt.

Eine Beeinflussung von seiten der Spinalganglien konnte, wenn überhaupt, höchstens für die Muskulatur in Betracht kommen, nicht aber für die Regeneration einer ganzen Extremität; denn alle übrigen Gewebe entwickeln sich erfahrungsgemäß auch ohne Spinalganglien vollkommen normal (vgl. die Weber-Alessandrinischen Mißbildungen).

Bei der mikroskopischen Untersuchung der regenerierten Extremität (vgl. Fig. 10, 11, 13, 14 Taf. VI) war besonders das Vorhandensein von Nerven auffallend. Auch Wolff konnte bei seinen ähnlichen Experimenten Nerven in den regenerierten Extremitäten konstatieren. Es erhebt sich nun die Frage, woher diese stammen. Vom Rückenmark können sie nicht stammen, denn abgesehen von der Unterbrechung des direkten Zusammenhangs fehlten im Rückenmark auch die (wenigstens vom Standpunkt der Neuroblastentheorie) notwendigen Bildungszentren, die Vorderhornzellen. Es bleiben daher, wie auch Wolff[1]) schon ausführt, nur zwei Möglichkeiten zur Erklärung dieses Befundes: entweder die Annahme einer Regeneration aus dem peripheren Stumpfe, oder eines Auswachsens neuer Fasern aus den Spinalganglien. Seit den letzten Veröffentlichungen Bethes

[1]) Bei Wolff, der seine Versuchstiere nicht mikroskopisch untersuchte, bleibt allerdings noch die Möglichkeit des Hineinwachsens von Nervenfasern, welche mit höheren, normalen Rückenmarkspartien in Verbindung stehen. Deshalb sind seine Versuche weit weniger unzweideutig als unser Experiment.

(6a) hat die erstere Annahme viel an Wahrscheinlichkeit gewonnen. Nach den Ausführungen dieses Autors »muß es als sichergestellt betrachtet werden, daß ein peripherer, vom Zentrum dauernd getrennter Nerv sich aus sich selber heraus, also autogen regenerieren kann« (S. 195). Nun handelt es sich bei uns allerdings nicht nur um Regeneration eines degenerierten Stücks, sondern um Neubildung in ein neu entstehendes Gewebe hinein. Ob es möglich ist, daß ein vom Zentrum getrenntes regeneriertes Nervenstück (also in unserm Fall die regenerierten motorischen Nerven) neu auszuwachsen vermag, darüber wissen wir nichts. Zunächst scheint es mir, ohne die Möglichkeit einer Regeneration von der Hand weisen zu wollen, noch wahrscheinlicher, daß die Nerven der regenerierten Extremität zum größten Teile aus Fasern bestehen, die mit den Spinalganglien zusammenhängen. Die Spinalganglien zeigen bei den verschiedensten Experimenten eine so außerordentlich große Selbständigkeit der Entwicklung, daß es nicht zu verwundern wäre, wenn ihre Fortsätze, die sensiblen Nerven, nach der Amputation normal von neuem ausgewachsen wären. Übrigens möchte ich hervorheben, daß der Hauptnerv der regenerierten Extremität sich nicht unwesentlich von dem der normalen unterscheidet (vgl. Fig. 10 und 11 Taf. VI). Erstens liegt er nicht wie dort außerhalb des großen Gefäßes, sondern zwischen diesem und den Knochen, dann ist er im Querschnitt um ein Beträchtliches dünner; besonders wenn man die beiden Portionen zusammennimmt, in welche sich der Nerv bei der normalen Extremität schon geteilt hat. Möglich, daß dieser Volumunterschied auf ein Fehlen der motorischen Fasern in den Nerven der regenerierten Extremität zurückzuführen ist.

Was die einzelnen Gewebe anbetrifft, so bot die Extremität keine wesentliche Differenz gegenüber der normalen, abgesehen von der noch etwas geringeren Querschnittsentwicklung (vgl. Fig. 10, 11, 13, 14 Taf. VI). Die Muskulatur zeigt sich, soweit festgestellt werden konnte, normal, sowohl in der topographischen Anordnung wie in der feineren Differenzierung. Überall ist deutliche Quer- und Längsstreifung zu sehen, und keinerlei Zeichen einer Degeneration, für deren eventuelles Zustandekommen die Zeit wohl auch zu kurz war. Das Gleiche konnte ich auch bei der Muskulatur des Rumpfes in jenen Partien konstatieren, deren Innervationszentrum in noch hochgradig veränderten Partien des Rückenmarks liegt. Allerdings ist für diese ein eventuelles Hineinwachsen von höher entspringenden Nerven nicht ganz auszuschließen.

Am Rückenmarke ist besonders interessant, daß es an seinem äußersten Ende ebenfalls eine weitgehende Regeneration aufweist. Trotz des starken Eingriffs, der nicht nur hemmend auf die weitere Entwicklung wirkte, sondern auch eine hochgradige Degeneration des Bestehenden nach sich zog, hat sich von der Amputationsstelle aus vom Epithel des Zentralkanals ein fast einen Millimeter langes Medullarrohr regeneriert (Fig. 12 Taf. VI). Die Ependymzellen zeigen nicht nur in diesem regenerierten Bezirk, sondern auch eine Strecke weit in das Gebiet des hochgradig degenerierten Rückenmarks hinauf, zahlreiche Kernteilungsfiguren — eine Erscheinung, die für eine hohe Lebensfähigkeit des primitiven Epithels des Zentralorgans spricht, das trotz des Verfalles der Umgebung sich die Fähigkeit der Proliferation bewahrte [1]).

Vorstehende Ausführungen dürften gezeigt haben, daß unsre Erfahrungen über den Einfluß des Zentralnervensystems auf den Vorgang der Regeneration noch viel Unsicheres an sich haben und noch so manche Widersprüche enthalten, die uns hier die Sachlage weit weniger klar erscheinen lassen, als bei den entsprechenden Verhältnissen während der embryonalen Entwicklung. Soviel steht jedenfalls fest, daß die Aufstellung eines allgemeingültigen Gesetzes über die Beziehungen zwischen Regeneration und den Funktionen des Zentralnervensystems nach unsern bisherigen Erfahrungen noch nicht möglich ist. Vor allen Dingen bedürfen die bisher noch bestehenden Gegensätze in den bezüglichen Beobachtungen an Wirbellosen (Carrière, Herbst, Przibram) einer Klärung. Für Wirbeltiere dürfte nach unsern Experimenten an *Triton*-Larven und nach unsrer Auslegung der gleichartigen Wolffschen Versuche als ziemlich gesichert erscheinen, daß in einer gewissen frühen Lebensperiode die Regeneration unabhängig vom zugehörigen Zentralorgan erfolgt und daß erst in späterer Zeit das Zentralnervensystem in zunehmendem Maße einen Einfluß auf den Vorgang der Regeneration gewinnt. Die Ausschaltung des Nervensystems macht sich dann zunächst in einer Verzögerung, späterhin in völligem Stillstand des regeneratorischen Prozesses geltend (Rubin).

Ähnlich wie bei der normalen Entwicklung verhalten sich die einzelnen Organe in bezug auf den Eintritt in diese zweite Periode recht verschieden und wie dort ist es offenbar die Muskulatur, welche

[1]) Unter diesen Umständen erscheint es nicht ausgeschlossen, daß auch das völlig degenerierte Rückenmark um diese Zeit noch eine Regeneration auf den status quo ante von seiten des Epithels des Zentralkanals erfahren kann.

am frühesten zu ihrer Regeneration der Verbindung mit dem Zentralorgan bedarf. So kann sich im postembryonalen Leben Knochen noch nach Durchtrennung der zuführenden Nerven regenerieren, während dies für die Muskulatur unmöglich ist (Neumann).

Überblicken wir zum Schluß die Ergebnisse, zu denen wir durch unsre Untersuchung über den Einfluß des Zentralnervensystems auf die embryonale Entwicklung sowohl wie die Regeneration gelangt sind, nochmals in ihrer Gesamtheit, so können wir trotz der noch bestehenden Unsicherheit unsrer Kenntnisse über die bezüglichen Verhältnisse bei der Regeneration dennoch in manchen Punkten eine weitgehende Übereinstimmung in den beide Prozesse begleitenden Erscheinungen konstatieren.

Wir hatten gefunden, daß in einer gewissen frühen Entwicklungsperiode sämtliche Organe sich unabhängig vom Zentralorgan kraft einer ihnen immanenten Energie entwickeln, und andrerseits festgestellt, daß in einer entsprechenden Periode auch die regeneratorischen Vorgänge unabhängig vom Zentralorgan vor sich gehen. Wir konnten ferner konstatieren, daß im Laufe der Entwicklung eine immer größere Abhängigkeit der Organentwicklung von der Intaktheit des Zentralnervensystems sich herausbildet und daß ebenso der Einfluß des letzteren auf den Verlauf der Regeneration in gleicher Weise von zunehmend größerer Bedeutung wird. Es ergab sich schließlich, daß im postembryonalen Leben des Individuums im allgemeinen (abgesehen von gewissen Ausnahmen) sowohl für die normale Erhaltung der Organe wie für einen normalen Ablauf der regeneratorischen Vorgänge der Zusammenhang mit dem intakten Zentralnervensystem notwendig ist. Wir können deshalb sagen: Im Stadium der organbildenden Entwicklung (Roux) verlaufen im allgemeinen die normalen Entwicklungsvorgänge wie die regeneratorischen Vorgänge in völliger Unabhängigkeit vom Zentralnervensystem. Im Stadium der funktionellen Entwicklung ist für beide Vorgänge ein deutlich ausgesprochener Einfluß von seiten des Zentralorgans vorhanden.

Einer gewissen Einschränkung bedürfen diese Schlußfolgerungen jedoch deshalb, weil sich die einzelnen Organsysteme in ihrer Abhängigkeit vom Zentralorgane recht verschieden verhalten. Es ist nun von Interesse, daß auch darin eine große Übereinstimmung für die Entwicklung und Regeneration sich konstatieren läßt. Am besten

bekannt ist in dieser Beziehung das Verhalten der Muskulatur un
des Knochensystems, welches eigenartige Verschiedenheiten aufweis
auf die wir noch etwas näher eingehen müssen.

Es ist dasselbe Organsystem — nämlich die Muskulatur -
dessen Entwicklung am frühesten unter dem Fortfall des Ei
flusses des zugehörigen Zentralorgans leidet (Degeneration d
Muskulatur bei den Weber-Alessandrinischen Mißbildungen, b
ginnende Degeneration beim Experiment von Harrison, eventuel
Degeneration im von Leonowaschen Falle von Amyelie), desse
Regeneration am frühesten nach Beseitigung der nervösen Verbi
dungen unmöglich wird (Rubin), und für welches im postembryonale
Leben ganz allgemein eine Abhängigkeit vom Zentralnervensyster
was seine Erhaltung (Atrophie nach Erkrankung der Vorderhörn
oder Durchschneidung der motorischen Nerven [Hürthle]), wie sei
Regeneration (Neumann, betrifft, nachgewiesen ist. Andrersei
ist vom Knochen bekannt, daß er sich auch nach frühzeitiger Au
schaltung des Zentralorgans (Weber-Alessandrinische Mißbildu
gen) normal entwickelt und auch seine Regeneration in embry
naler Zeit nach Unterbrechung der nervösen Verbindung wahrschei
lich in keiner Weise beeinträchtigt wird (Rubin, unser Experiment
Ebenso erleidet der Knochen in postembryonaler Zeit nach Nerve
durchschneidung keine Atrophie (Schiff) und regeneriert sich unt
denselben Bedingungen vollkommen normal.

Die beste Erklärung finden diese Beobachtungen unter Zu
grundelegung der Rouxschen Annahme der trophischen Wirkun
des funktionellen Reizes. Diejenigen Organe, deren Funktio
wesentlich durch den anatomischen Zusammenhang mit dem Zentra
nervensysteme (durch Nerven) vermittelt wird — und um ein solche
handelt es sich bei der Muskulatur — bedürfen zu ihrer Bildun
sowohl als zu ihrer Regeneration in schon relativ früher Period
der Entwicklung am notwendigsten der Verbindung mit dem Zentra
organ, wie auch ihre Erhaltung[1]) und Regeneration in postembryonale

---

[1]) Es könnte danach scheinen, als wenn ich die Atrophien bei der Poli
myelitis, die ich oben (S. 86) als bestes Beispiel zur Demonstration des Fortfalle
eines trophischen Reizes angeführt habe, hier als reine Inaktivitätsatrophien au
faßte. Dies ist allerdings in gewissem Sinne der Fall, wenn ich auch daran fes
halte, daß es sich bei der Wirkung der Vorderhornzellen um eine trophisch
Funktion im gebräuchlichen Sinne des Wortes handelt. Es läßt sich aber vie
leicht der ganze Begriff der Trophik, wenigstens für das motorische Neuron, i
den des funktionellen Reizes auflösen, wenn wir uns einer Hypothese von Gol

Zeit unbedingt an diese Verbindung gebunden ist. Dagegen sind diejenigen Organsysteme, deren Funktion wesentlich durch den Einfluß der unmittelbaren Umgebung bedingt ist, wie der Knochen, unabhängig vom Zentralnervensystem sowohl in ihrer Entwicklung (resp. Erhaltung) als ihrer Regeneration, soweit durch eine eventuelle Unterbrechung der nervösen Verbindung die normale Tätigkeit der Umgebung nicht gleichzeitig beeinträchtigt wird (z. B. Störung der Funktion des Knochens durch Aufhebung des Tonus der Muskulatur durch die Nervendurchschneidung) und das betreffende Organ, also zum Beispiel der Knochen, auch sonst in seinen normalen Beziehungen zur Umgebung erhalten wird. So atrophieren Knochen zwar nach Nervendurchschneidung (SCHIFF, VULPIAN, KASSOWITZ, zitiert nach ROUX, 43, II. S. 293; HÜRTHLE [19]), wird aber die Tätigkeit der gelähmten Muskulatur durch tägliche Reizung aufrecht erhalten (SCHIFF, zitiert nach ROUX, 43, II. S. 293), so tritt trotz der Nervendurchschneidung Atrophie nicht ein. Für diese Organe mit wesentlich »statischer Struktur und Funktion« (ROUX, 43, II. S. 736), für welche »der funktionelle Reiz ein mechanischer ist« (ROUX, l. c. II. S. 298), bedingt die Ausschaltung des Zentralnervensystems keine direkte Störung der Funktion, also auch keine wesentliche Beeinträchtigung ihrer trophischen Beschaffenheit. Solange die normale Funktion eines Organs erhalten bleibt, solange macht sich der Reiz geltend, der seine normale Weiterentwicklung veranlaßt, und seine trophische Beschaffenheit aufrecht erhält (normale Erhaltung), und künstlich oder durch die Natur gesetzte Defekte ersetzt (Regeneration), indem er eine »zweck- und formentsprechende Wiederbildung« (RUBIN) des zum Teil verloren Gegangenen bewirkt.

SCHEIDER anschließen. Diese nimmt an, daß unter den für die Trophik in Betracht kommenden Erregungen die ausgesprochen aktiven Impulse eine weit geringere Rolle spielen als »die kontinuierlichen unter der Schwelle des Bewußtseins verlaufenden«. Die Atrophie bei Erkrankung der Vorderhörner tritt daher so frühzeitig ein, weil durch letztere nicht nur die durch den Willen vermittelte, sondern auch die kontinuierliche Funktion, welche normalerweise im Tonus des Muskels ihren Ausdruck findet, gestört ist. Hingegen atrophieren die Muskeln bei der Pyramidendegeneration gar nicht oder sehr wenig und viel später, weil hier durch die Intaktheit der Vorderhornzellen die kontinuierliche Erregung trotz Aufhebung der Motilität erhalten ist. Fassen wir den Begriff der Trophik in diesem Sinne, so haben wir eine Möglichkeit, den Satz von der trophischen Wirkung des funktionellen Reizes auch gegenüber den erwähnten Muskelatrophien aufrecht zu erhalten.

Literaturverzeichnis.

1) Barfurth, D., Regeneration und Involution. 1900. Ergebnisse d. Anat. u Entwicklungsgesch. v. Merkel u. Bonnet. Bd. X.
2) —— Regeneration und Involution. 1901. Ebenda. Bd. XI.
3) —— Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verh. d. anat Gesellsch. zu Bonn. 1901. pag. 197—201.
4) Born, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw. Mech. Bd. IV.
5) Bardeen, Ch. R., The development of the musculature of the body wel in the pig etc. Vol. IX, 1900, of the Johns Hopkins Hosp. Reports.
6) Bardeen and Lewis, Development of the limbs, body-wall and back i man. The American journal of anatomy. Vol. I. No. 1. 1901.
6a) Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 1903.
7) Braus, H., Entwicklung der Muskulatur und des Nervensystems bei Se lachiern. Morph. Jahrb. Bd. 27. H. 4.
8) Bronn, Klassen des Tierreichs. VI. Kreis, Amphibien.
9) Carrière, Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbel losen. I. Mittheilung. Würzburg 1880.
10) Couty, Quelques expériences sur le rôle trophique des racines postérieure médullaires. Gaz. méd. de Paris. 1876. pag. 254.
11) Cassirer, R., Die vasomotorisch-trophischen Neurosen. Eine Monographie Berlin 1901.
12) Fraser, On various single and double monstrosities with remarks on anen cephalic and amyelic nervous systems. Trans. R. Ac. of Med. Irl. XII. 189
12a) Gaule, Justus, Der trophische Einfluss der Sympathicusganglien auf di Musculatur. Centralbl. f. Phys. 1893. Heft 7.
12b) —— Spinalganglien des Kaninchens. Centralbl. f. Phys. 1892. Heft 11.
12c) —— Weitere Experimente an den Spinalganglien und hinteren Wurzeln Centralbl. f. Phys. 1893. Heft 25.
13) Godlewski jun., Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes de Säugetiere. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. 60. 1902.
14) Harrison, Ross. G., Über die Histogenese des peripheren Nervensystem bei Salmo salar. Archiv f. mikr. Anatom. 1901. pag. 354.
15) —— On the differentiation of the muscular tissue, when removed from th influence of the nervous system. Zitiert nach Proceedings of the associatio of american anatomists. XVI. Sec. Bd. IV. The amer. Journal of Ana tomy. Vol. II. No. 2.
16) Hertwig, Oscar, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen un der Wirbeltiere. Jena 1898.
17) Herbst, C., Formative Reize in der tierischen Ontogenese. 1901.
18) —— Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle vo Augen. V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit der Qualität des Re generates von den nervösen Centralorganen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII
19) Hürthle, K., Über den Einfluss der Bewegungsnerven auf das Wachstum der Muskeln und Knochen. Jahresber. d. schles. Ges. f. Vaterl. Cultur. 1893
20) Jendrassik, Deutsches Archiv f. klin. Medizin. Bd. LIX.
21) Joseph, Centralblatt f. med. Wissensch. 1886. Nr. 11. pag. 178.
21a) Kirby, E., Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration des quer gestreiften Muskelgewebes. Beitr. z. path. Anat. Bd. 11. 1892.
22) Kölliker, A. von, Handbuch der Gewebelehre. III. 1. Leipzig 1896.
23) Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898
24) Levy, Über Versuche zur Frage von der functionellen Anpassung des Binde gewebes. Verhandl. d. anatom. Ges. zu Halle. 1902. pag. 58.
25) Leonowa, O. von, Zur pathologischen Entwicklung des Centralnervensystems Neurolog. Centralbl. Bd. 12. 1893. pag. 218 u. 263.

26) LANDÉ, S., Essai sur l'aplasie lamineuse progressive. Paris 1869.
27) LONGET, F. A., Anatomie und Physiologie des Nervensystems des Menschen und der Wirbeltiere. Übersetzt etc. von Dr. J. A. STEIN. Leipzig 1847. Bd. I. pag. 52 ff.
28) LOEB, J., Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf den Vorgang der Larvenmetamorphose? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. 1897.
29) —— Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Leipzig 1899.
30) MAC CALLUM, J. B., On the histogenesis of the striated muscle-fiber and the growth of the human sartorius muscle. Johns Hopkins Hosp. Bull. No. 90—91. 1898.
31) MENDEL, Neurolog. Centralblatt. 1888. Nr. 14.
32) MOEBIUS, J. P., Der umschriebene Gesichtsschwund. NOTHNAGEL, Spez. Pathologie und Therapie. XI.
33) MOSZKOWSKI, M., HANS DRIESCH's Organische Regulationen. Eine kritische Studie. Biolog. Centralbl. XXIII. Nr. 11 u. 12.
34) MONAKOW, Missbildungen des Centralnervensystems. In: Ergebn. d. allg. Path. u. path. Anat. v. LUBARSCH u. OSTERTAG. Bericht f. 1899. pag. 523.
35) MANZ, Das Auge der hirnlosen Missbildungen. VIRCHOW's Archiv. Bd. 51.
36) NEUMANN, E., Einige Bemerkungen über die Beziehungen der Nerven u. Muskeln zu den Centralorganen beim Embryo. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. Heft 3.
36a) —— Über die vermeintliche Abhängigkeit der Entstehung der Muskeln von den sensiblen Nerven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903. Heft 4.
37) —— Über den Heilungsprozess nach Muskelverletzungen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868. pag. 323—333.
38) NUSSBAUM, M., Nerv und Muskel. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. v. MERKEL u. BONNET. Bd. XI. 1901.
39) PRZIBRAM, HANS, Experimentelle Studien über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI. pag. 514 ff.
40) —— Experimentelle Studien über Regeneration (II. Mittheilung: Crustaceen). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. pag. 507.
41) RAFFAELE, F., Osservazioni ed esperimenti su embrioni e larve di anuri. Monitore zoologico italiano. XII. Anno. 1901. No. 8.
42) REDLICH, Tabische Hinterstrangserkrankung. Jena 1897.
43) ROUX, W., Gesammelte Abhandl. über Entwicklungsmechanik. Leipzig 1895.
44) RUBIN, R., Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration bei Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. Heft 1. 1903.
45) SAMUEL, Das Gewebswachstum bei Störungen der Innervation. VIRCHOW's Archiv. Bd. 113. pag. 272.
46) —— Trophoneurosen. EULENBURG, Real-Encyclopädie der ges. Heilk. XX.
47) SCHAPER, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Erste Mittheilung: Haben künstlich angelegte Defekte des Centralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwickelung des Gesammtorganismus junger Froschlarven? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VI. 1898. pag. 157—197.
48) —— Experimental studies on the influence of the central nervous system upon the developement of the Embryo. The Journal of the Boston Society of Medical Sciences. January 1898.
49) SCHLESINGER, Die Syringomyelie. Eine Monographie. Wien 1902.
50) VERAGUTH, Über nieder differenzirte Missbildungen des Centralnervensystems. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.
51) WEBER, Über die Abhängigkeit der Entstehung der animalischen Muskeln von den animalischen Nerven. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1851.
52) WOLFF, G., Entwickelungsphysiologische Studien. I u. II. Arch. f. Entw.-Mech. I 1895. II 1901.

53) Wolff, G., Die physiologischen Grundlagen der Lehre von den Degenerationszeichen. Virchows Archiv. Bd. 164. 1902. pag. 308—331.

54) Weigert, C., Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Virchow's Archiv. Bd. 100 u. 103.

55) Zander, R., Über functionelle und genetische Beziehungen der Nebennieren zu anderen Organen, spez. zum Großhirn. Beiträge z. path. Anat. u. z. allg. Pathologie v. Ziegler. Bd. VII. 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Die Abbildungen 1—8 stellen Querschnitte durch das Rücken- und Bauchstück einer wie im Text erwähnt operierten Larve von *Rana esculenta* dar. Sie sind bei 70facher Vergrößerung photographiert.

Fig. 1. Querschnitt durch das Rückenstück in der Gegend der Ohrenblasen. *O* Ohrenblasen.

Fig. 2. Querschnitt durch das Rückenstück in der Mitte des Rumpfes.

Fig. 3. Querschnitt durch das Bauchstück in der Gegend des Zwischenhirns. *R.o* Recessus opticus. *A* Augenblase.

Fig. 4. Querschnitt durch das Bauchstück in der Region der Augenblase. *A* Augenblase. *L* Linse.

Fig. 5. Querschnitt durch das Bauchstück in der Herzgegend (Region des Bulbus aortae). *G* Ganglion Gasseri.

Fig. 6. Querschnitt durch das Bauchstück im vorderen Teile der Rumpfregion. *V* Vorniere.

Fig. 7. Querschnitt durch das Bauchstück im hinteren Teile der Rumpfregion. *Vg* Vornierengang.

Fig. 8. Querschnitt durch das Bauchstück im hintersten Teile der Rumpfregion.

Tafel VI.

Fig. 9. Ventrale Ansicht der operierten Larve von *Triton taeniatus* (zur Zeit der Operation etwa 30 mm Länge). × bezeichnet die regenerierte hintere Extremität.

Fig. 10. Querschnitt durch den regenerierten Unterschenkel der operierten Tritonlarve. Vergr. 140. *N* Nerv.

Fig. 11. Querschnitt durch den normalen Unterschenkel. Vergr. 140. *N* Nerv.

Fig. 12. Medianschnitt durch den regenerierten Schwanz der operierten Tritonlarve. Die punktierte Linie bezeichnet die Stelle der ursprünglichen Amputation des Schwanzes. Vergr. 32.

Fig. 13. Flachschnitt durch die Carpusregion des regenerierten Fußes der operierten Tritonlarve. Vergr. 62.

Fig. 14. Flachschnitt durch den Metacarpus und die Phalangen des regenerierten Fußes der operierten Tritonlarve. Vergr. 62.

Tafel VII.

Fig 15. Querschnitt durch das stark veränderte Rückenmark der 8 mm langen Froschlarve des Schaperschen Experiments. Vergr. 350. (Nach dem Schaperschen Originalpräparat, vgl. Schaper (47), Fig. 12 *B*.)

Fig. 16. Querschnitt durch das Rückenmark der normalen Vergleichslarve des Schaperschen Experiments. Vergr. 350. (Nach dem Schaperschen Originalpräparat, vgl. Schaper (47), Fig. 12 *A*.)

Fig. 17. Querschnitt durch das Rückenmark der operierten Tritonlarve. Vergr. 120.

Fig. 18. Querschnitt durch das Rückenmark einer gleich großen normalen Vergleichslarve. Vergr. 120.

Fig. 19. Querschnitt von Fig. 17 bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 280.

Fig. 20. Querschnitt von Fig. 18 bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. 280.

Zur Kenntnis der Regulationsvorgänge bei Tubularia mesembryanthemum.

Von

Emil Godlewski jun.

(…us dem anatom. Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

Mit Tafel VIII, IX und 7 Figuren im Text.

Eingegangen am 12. Oktober 1903.

Inhaltsübersicht.

Die Experimente, welche mir als Grundlage zu dieser Arbeit …nten, wurden während meines Aufenthalts auf der Zoologischen …tion in Neapel in den Monaten März bis August 1902 ausgeführt. …e histologische Untersuchung wurde im Laboratorium des anato…schen Instituts der Jagell. Universität in Krakau beendigt.

I. Gegenseitige Beeinflussung der Regenerationsbezirke.

Durch die Untersuchungen von J. Loeb (91) und Driesch, welc
die Regenerations- und Regulationsfähigkeit der *Tubularia* in d
wesentlichsten Punkten ermittelt haben, wurde festgestellt, daß, we
ein Stamm des Kopfes beraubt wird, aborale Hydranten sich b
deutend später bilden als die oralen. Diese Tatsache konnte i
bei meinen Untersuchungen oft bestätigen. Die zeitliche Differe
zwischen der Regeneration des oralen und aboralen Kopfes ist de
lich ausgeprägt. Driesch (99) hat auf Grund seiner zahlreichen E
perimente nachgewiesen, daß die Differenz in der Bildungsdauer d
Hydranten am oralen und aboralen Ende durchschnittlich 252 —
= 219 Stunden beträgt[1]). Aus den Untersuchungen von Driesc
geht weiter hervor, daß es nicht gleichgültig ist, ob man als Unte
suchungsmaterial ein Stammstück verwendet, welches näher od
weiter vom abgeschnittenen Hydranten entfernt war. Die Differe
wird namentlich geringer, je weiter das Stück von der Hydrante
stelle entfernt lag. Diese Tatsache, daß zwischen der Regenerati
des oralen und aboralen Kopfes eine zeitliche Differenz besteh
scheint mir aus dem Grunde von prinzipieller Bedeutung zu sei
weil sie auf eine gegenseitige Beeinflussung der Regenerationsbezir
der beiden Enden hinweist. Die Anhänger der Hypothese üb
»bildende Stoffe« haben daraus den Schluß gezogen, daß bei de
Regenerationsprozeß diese Stoffe in gewisser charakteristischer Wei
auf beide Regenerationsbezirke verteilt werden.

Abgesehen davon, ob bei den jetzigen Kenntnissen über d
Regenerationserscheinungen die Hypothese der bildenden Stoffe z
Erklärung dieser Erscheinungen dienen könnte, schien mir die weite
Erforschung der gegenseitigen Beeinflussung der Regenerationsbezir
noch wünschenswert zu sein. Der Zweck einer Anzahl von E
perimenten, die ich zuerst angestellt habe, war der, die Zeitlichke
der Polypenregeneration zu erforschen, bei Aufhebung der gege
seitigen Beeinflussung der beiden Regenerationsbezirke. Zu diese
Zwecke wurden Stücke von *Tubularia*-Stämmen ohne Hydranten, vo
etwa 15—20 mm Länge in Glasschalen hineingebracht und ungefä
in der Mitte ihrer Länge mit einer Ligatur (Seidenfaden) unterbunde
Selbstverständlich war dadurch die Darmhöhle in zwei Teile g

[1]) Vgl. Driesch, Über das Regulationsvermögen der Organismen. 2. S. 13
Tab. XII.

trennt, so daß auch die Zirkulation der kleinen Körnchen, welche, wie aus einer Reihe diesbezüglicher Arbeiten bekannt ist, während des ganzen Regenerationsprozesses deutlich wahrnehmbar ist, in zwei gesonderte Zirkulationsgebiete geschieden wird[1]).

In der nachstehenden Tabelle sind die Ziffern angeführt, welche die Bildungsdauer der Hydranten an dem oralen und aboralen Ende des *Tubularia*-Stammstücks, von dem Augenblick der Operation bis zum Herausbefördern des Hydranten aus dem Perisark, in Stunden ausdrücken:

Tabelle I.

	Versuchsbeginn	Bildungsdauer des I. Hydranten am oralen Ende	Bildungsdauer des I. Hydranten am aboralen Ende
1	21. III. 02 4 nachm.	67	79
2	21. III. 02 4 nachm.	67	79
3	21. III. 02 4 nachm.	79	92
4	21. III. 02 4 nachm.	79	92
5	25. III. 02 10½ vorm.	50	72
6	25. III. 02 10½ vorm.	72	120
7	25. III. 02 4 nachm.	48	67
8	25. III. 02 4 nachm.	48	67
9	25. III. 02 1 nachm.	48	70
10	10. IV. 02 3 nachm.	77	84
11	10. IV. 02 3 nachm.	49	52
12	10. IV. 02 3 nachm.	70	70
13	10. IV. 02 4 nachm.	70	70
14	10. IV. 02 4 nachm.	71	62
15	10. IV. 02 4 nachm.	71	62
16	17. IV. 02 12 mitt.	51	94
17	17. IV. 02 12 mitt.	46	69
18	17. IV. 02 12 mitt.	51	69
19	17. IV. 02 12 mitt.	68	68
20	17. IV. 02 12 mitt.	68	68
21	17. IV. 02 12 mitt.	46	78
	Summe	1296	1394
	Mittel (gerundet) .	62	66

Die Ziffern dieser Tabelle beweisen, daß die zeitliche Differenz in der Regeneration der Hydranten nach der Unterbindung des Stammstückes sehr gering ist. In zwei (14 und 15) Experimenten hat sich sogar der Kopf früher an dem aboralen, als an dem oralen

[1]) Näheres über die Zirkulation, welche in der Darmhöhle während der Regenerationsperiode stattfindet, wird weiter unten mitgeteilt (S. 134—137).

Ende ausgebildet. Berücksichtigt man noch die Angaben von Driesc
welche ich auch auf Grund meiner Experimente vollkommen bestät
gen kann, daß auf nicht unterbundenen Stücken die Differenz a
den beiden Enden sehr beträchtlich ist (nach Driesch entwicke
sich der Kopf durchschnittlich am oralen Ende nach 33, resp. 3
Stunden, am aboralen nach 252, resp. 174) — so kommt man oh
weiteres zu dem Schlusse, daß durch Unterbindung des Stam
mes eine bedeutende Beschleunigung des Regenerations
prozesses an dem aboralen Ende hervorgerufen wurde. –
Wird der Hydrant durch den operativen Eingriff nicht abgetragen, s
wird er, wie bekannt, nach einiger Zeit vom Tiere selbst abge
worfen. Nach dieser Autotomie kommt es zur Regeneration de
zweiten Kopfes. Die Ziffern, welche die Bildungsdauer des II. Po
lypen von dem Moment der Autotomie des I. bis zum Austritt de
zweiten Hydranten aus dem Perisark ausdrücken, beweisen ebenfall
wenn auch nicht in so prägnanter Weise, daß die zeitliche Differen
zwischen dem Austritt des oralen und aboralen Hydranten durch di
Unterbindung des Stammes herabgesetzt wird. In der nachstehende
Tabelle führe ich einige Ziffern an, die sich auf die Bildung de
II. Hydranten, welcher also nach der Autotomie des ersten gebilde
wurde, beziehen.

Tabelle II.

Versuchsbeginn	Bildungsdauer des II. Hydranten nach Autotomie des I. am oralen Ende, in Stunden ausgedrückt	Bildungsdauer des II. Hydranten nach Autotomie des I. am aboralen Ende, in Stunden ausgedrückt
25. III.	83	72
25. III.	120	144
25. III.	120	144
25. III.	98	158
10. IV.	111	107
10. IV.	96	143
10. IV.	67	133
10. IV.	69	102
10. IV.	145	145
Mittel . .	101	128

Aus dieser zweiten Tabelle ist also ebenfalls ersichtlich, da
durch Unterbindung des Stammes die Entwicklung des zweite
Kopfes am aboralen Ende beschleunigt wird.

Daß die Experimente kein so prägnantes Resultat ergaben, wie e mit der Regeneration des I. Kopfes, dafür sehe ich den Grund rin, daß durch Autotomie des I. Hydranten der Beginn des Renerationsvorgangs des II. Hydranten nicht so genau bestimmt ird, wie durch die Operation. Man rechnet namentlich den Anfang r Ausbildung des II. Hydranten seit der Autotomie des alten opfes. Man kann aber oft bemerken, daß der alte Kopf noch beeht, die Entwicklung des II. Hydranten aber schon begonnen hat. diesem Falle ist also die Bildungsdauer des II. Hydranten, welche on dem Augenblick vollzogener Autotomie des I. gerechnet wird, Wirklichkeit länger. Auch ist oft das Herausbefördern des II. Hyanten durch die Dicke des Perisarks verzögert. Alle diese Umände erschweren die genaue Bestimmung der Zeit der Hydrantenldung.

Als Ergebnis dieser Versuchsreihe können wir also feststellen, aß durch Unterbindung des Stammes die zeitliche Differenz in der Regeneration sowohl des I. wie auch des . Hydranten am aboralen Ende beschleunigt wird.

Zur Erklärung dieses Resultats können wir folgende Tatsachen nführen: Durch die Unterbindung des Stammes ist das ursprünglich nheitliche Stück in zwei Abschnitte zerlegt. Der Regenerationsezirk des aboralen Endes ist jetzt nicht mehr von dem Regeneraonsbezirk des oralen Areals beeinflußt, sondern von der Unterindungsstelle. Durch die Ligatur ist aber der Regenerationsprozess ines Hydranten an dieser Stelle gehemmt. Von Loeb (1891) wurde uerst festgestellt: »durch Hemmung der Polypenbildung am oralen nde kann man die Polypenbildung am aboralen Ende beschleunigen«. iese Tatsache hat durch eine Reihe von Versuchen, welche Driesch 899) unabhängig von den Loebschen Experimenten und mit anern Methoden ausgeführt hat, ihre Bestätigung gefunden. Die Bechleunigung, die ich in den oben beschriebenen Versuchen festgestellt abe, ist also damit zu erklären, daß der Einfluß des oralen tammbezirks, welcher den aboralen Regenerationsbezirk rüher beeinflusste, aufgehoben wurde, und die Unterindungsstelle, welche auf das aborale Ende jetzt Einluß ausübt, in seiner Regenerationstätigkeit gehemmt ist. leine Resultate stehen in vollkommenem Einklang mit den Ergebissen der Experimente von Morgan (03), welche fast gleichzeitig nd unabhängig von meinen Versuchen ausgeführt und im vorletzten Bande dieses Archivs veröffentlicht wurden.

Morgan hat durch Umbiegen des *Tubularia*-Stammes, deren beide Enden in einer Schleife festgehalten wurden, die Kommunikation der beiden Enden unterbrochen und dadurch auch die gegenseitige Beeinflussung der Regenerationsterritorien aufgehoben. Der Effekt dieser Versuche stimmt mit den meinigen vollkommen überein: »the development of the aboral hydrants was hastened«. Die Resultate, zu welchen Morgan gelangt ist, können meiner Ansicht nach auf dieselbe Weise erklärt werden, wie ich für meine Experimente angegeben habe.

II. Autotomie und Auslösungsmomente der successiven Hydrantenregeneration.

In seinem Aufsatz über Autotomie im Tierreich hat Giard (1887) »la couronne tentaculaire des *Tubularia*« als »organes susceptible d'amputation spontanée« bezeichnet. Die Erscheinungen der Autotomie bei *Tubularia* sind auch von andern Autoren (Loeb, Driesch u. a.) beobachtet worden. Es fehlen jedoch in der bisherigen Literatur nähere Angaben darüber, auf welche Art und Weise dieser Prozess zustande kommt. Giard (87) hat nur hervorgehoben, daß dieser Vorgang bei *Tubularia* nicht an jeder beliebigen Stelle auftritt, sondern lokalisiert ist. Er nennt deswegen diesen Prozeß »l'autotomie localisée, quand la section se fait constamment en un point précis«. Noch deutlicher drückt dies Morgan[1]) (01) aus: »We cannot assume autotomy to be a fundamental character of living things, since it occurs only under special conditions and in special regions of the body.« Ich habe mir zuerst die Frage aufgestellt: wird bei der Autotomie wirklich ein lebender Hydrant abgetrennt, oder degeneriert er zuerst an Ort und Stelle und wird erst nachträglich ein degenerierter Hydrant vom Tiere abgestoßen. Der weitere Zweck der Untersuchung war der, die histologischen Vorgänge, welche bei der Autotomie sich abspielen, wie auch die Bedingungen, welche diesen Prozeß beschleunigen, resp. verzögern können, näher kennen zu lernen, und nach Möglichkeit den causalen Momenten, welche diesen Prozeß verursachen, näher zu treten. In bezug auf die erste Frage kann ich auf Grund meiner Untersuchungen feststellen, daß in fast allen von mir untersuchten Fällen an den Hydranten immer vor der Autotomie Rückbildungserscheinungen wahrnehmbar sind. Dieselben sind oft erst angedeutet, so daß sie mit

[1]) Regeneration S. 157.

bloßem Auge kaum oder gar nicht erkennbar sind, sie lassen sich aber bei genauer mikroskopischer Betrachtung immer nachweisen. Wieweit diese Rückbildungserscheinungen vorgeschritten sind in dem Moment, wo der Prozeß der Autotomie eintritt, das ist sehr verschieden. Oft sterben die Hydranten zuvor vollkommen ab, und werden erst als ganz tote Teile des Organismus abgetrennt, in andern Fällen aber werden Polypen abgestoßen, welche energische Tentakelbewegungen ausüben. Diese Lebenserscheinungen lassen sich noch mehrere Stunden lang konstatieren. Ja, ich habe einen Hydranten beobachtet, welcher zwei Tage lang nach vollzogener Autotomie selbständig weiter lebte. Aber trotzdem, daß solche Polypen, wie wir hieraus ersehen, noch eine Zeitlang lebensfähig sind, scheinen sie doch schon im Augenblick der Autotomie etwas abnorm zu sein. Das erste Kennzeichen der beginnenden Rückbildungserscheinungen ist in Veränderung der Farbe des Hydranten wahrnehmbar. Im normalen Zustande zeigt die Farbe nur leichten Stich ins Rote. Die Hydranten, welche abgestoßen worden sind, zeichnen sich durch intensiv rote Farbe aus, sodann erscheinen am Boden der Schale, in welcher der abgestoßene Hydrant sich befindet, die Detritusmassen, welche aus Zerfall der Tentakelspitzen und Reproduktionsorganen entstanden sind. Die Erscheinungen der Degeneration, welche an den Polypen vor der Autotomie und noch besser während derselben wahrnehmbar sind, werden durch Schluß des Peristoms am oralen Ende eingeleitet. Die Tentakel werden teilweise in den Hydrantenkörper eingezogen. Es scheint hier die Rückbildung in gewisser Beziehung analog zu verlaufen, wie Gast und ich (03) es bei *Pennaria* geschildert haben. Fig. 1 (*b*) zeigt einen Tentakel, welcher in den Hydrantenkörper gewissermaßen zu versinken scheint. In Textfig. 3 sind die Tentakel schon zum größten Teil hineingezogen. In andern Fällen, wie schon oben hervorgehoben wurde, kann man mit einer Lupe den Zerfall der Tentakelspitzen feststellen.

Die im Innern des degenerierenden Hydranten sich abspielenden Vorgänge beruhen auf Destruktion der einzelnen Zellelemente. Das Protoplasma dieser Zellen häuft sich in grobe Körnchen zusammen, die bald den ganzen Zellleib ausfüllen. Darauf zerfällt der ganze Zellkörper und die Körnchen, welche also Zerfallsprodukte des Zellinhalts sind, gelangen in die Darmhöhle des Stammes. In vivo zeichnen sich die Körnchen durch ihre rote Farbe aus und verleihen dem ganzen degenerierenden Hydranten das charakteristische rote Aussehen. Oft lösen sich ganze Zellen aus dem Zellverbande und

gehen in das Lumen des Hydranten über. Auf der Textfig. 1 und 2 sehen wir die Detritusmasse (*D.M.*), welche sich noch in der Höhle des Polypen befindet. Die entodermalen Zellen bilden gewisser-

Fig. 1.

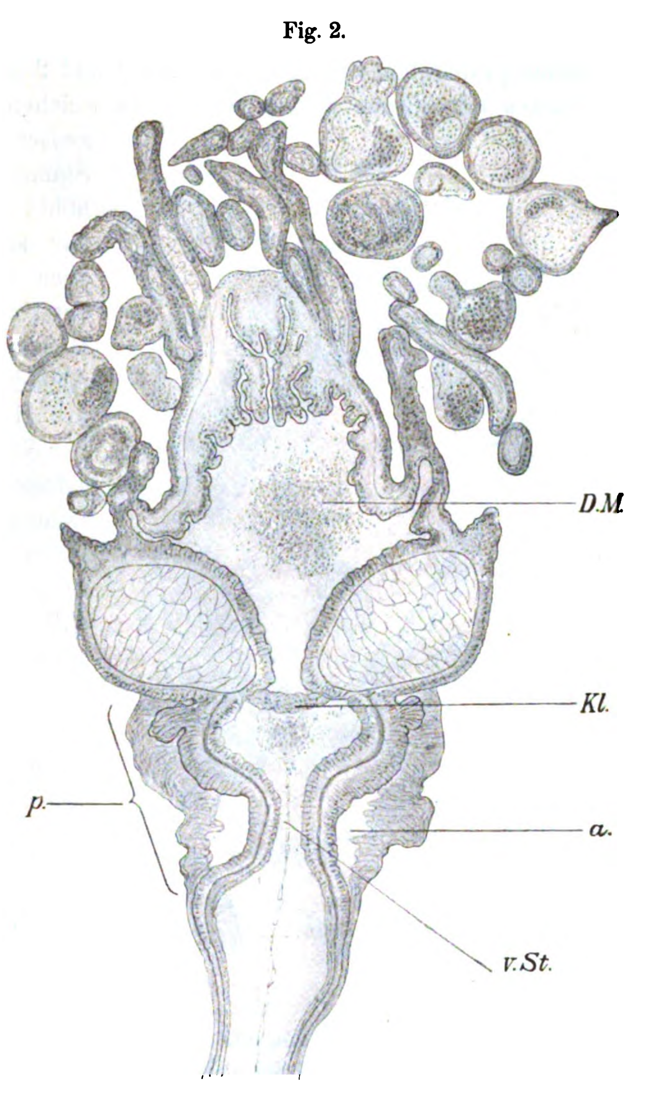


Textfig. 1—4. Der Autotomie-Vorgang.

maßen eine Brücke, die jedoch nur an einer Seite der Wand des Hydranten anhaftet und so eine Art Klappe (*Kl.*) bildet. Auf der Textfig. 1 ist das Bild eines Polypen wiedergegeben, wo die Klappe geöffnet ist, so daß die Detritusmasse in die Darmhöhle des Stammes

übergehen kann. Auf Textfig. 2 sehen wir die Klappe so gestellt, daß sie die Kommunikation zwischen der Hydrantenhöhle und der Darmhöhle des Polypen abschließt. Die hier aufgeführten Bilder stellen die Schnitte der entsprechenden Serien dar. Beim Durchsehen ganzer Serien kann man sich leicht überzeugen, daß die Unterschiede, welche auf Textfigur 1 und 2 wahrnehmbar sind, nicht durch Schnittrichtung hervorgerufen wurden. Die genauere Betrachtung mit stärkerer Vergrößerung lehrt, daß es wirklich eine Klappe ist, die wahrscheinlich nur in einer Richtung sich öffnen läßt, und die Zerfallsprodukte nur gegen die Darmhöhle des Stammes, nicht aber in entgegengesetzter Richtung passieren läßt. Über die Bedeutung dieser Zerfallsprodukte für den Organismus werden noch weiter unten genauere Angaben folgen.

Fig. 2.



Im weiteren Verlauf dieses Prozesses wird der Hydrant oft noch mehr reduziert. Textfig. 3 gibt das Bild eines solchen Hydranten wieder. Die Tentakel sind schon größtenteils eingezogen, der ganze Hydrant stellt jetzt einen elliptischen Körper von einfacher Struktur dar. In

solchem Zustande erfolgt meist die Autotomie der Polypen. Es muß jedoch schon an dieser Stelle bemerkt werden, daß die Rückbildung des Hydranten oft nicht so weit vorgeschritten ist, als der Polyp abgestoßen wird.

Der Prozeß der eigentlichen Autotomie läßt sich gut an den Schnittpräparaten verfolgen. Textfig. 1 und 2 gibt Bilder eines Hydranten mit seinem Stamm wieder, in welchen die Kommunikation zwischen der Darmhöhle des Stammes und der Hydrantenhöhle noch erhalten ist und nur zeitweise mittels der oben beschriebenen Klappe unterbrochen werden kann. Man sieht jedoch auf beiden Abbildungen, daß unterhalb des Hydranten (Textfig. 1, 2 *v.St.*), unterhalb der Ansatzstelle der Klappe, das Lumen der Darmhöhle schon verengt ist. Diese Verengerung ist dadurch entstanden, daß die ektodermalen Elemente an dieser Stelle sich von dem Perisark abgelöst haben und das Cönosark sich einzuschnüren anfängt. Haben sich aber die erwähnten ektodermalen Zellen von der ursprünglichen Perisarkschicht etwas entfernt, so scheiden sie gleich neues Perisark aus. Auf Grund der Präparate von *Tubularia* und

Fig. 3.



auf Grund der Beobachtungen, die ich gemeinsam mit Gast bei *Pennaria* gemacht habe, stellt sich der Prozeß der Perisarkbildung so dar, daß dabei eine zähflüssige Substanz von den entodermalen Zellen ausgeschieden wird, welche bald nach Ausscheidung aus dem Zellleibe erstarrt. In diesem Falle wird diese Substanz zwischen die Oberfläche der Ektodermschicht und das alte Perisark ausgeschieden und solange sie noch flüssig ist, löst sich das alte Perisark teilweise

uf. Wenn sie aber sodann erstarrt, bildet sie zugleich eine bedeutende erdickung an der Innenfläche der ursprünglichen Perisarkplatte. Diese erdickung stellt sich als eine lamellös geschichtete Perisarkscheide in er Umgebung des sich einschnürenden Cönosarks vor. Textfig. 2 *p* ellt das Bild des Perisarks in der Zeit der Hydrantenabschnürung dar.

Fig. 4.



as Perisark ist hier sehr stark verdickt. In der unmittelbaren Umebung der Ektodermschicht ist eine freie Stelle *a* wahrnehmbar, in elcher sich die noch nicht erstarrte perisarkbildende Substanz vorfand.

Im weiteren Verlauf der Autotomie verengert sich das Cönosark nmer mehr, so daß endlich die Kommunikation zwischen der Darmöhle des Stammes und der Höhle des Hydranten gänzlich aufgehoben

ist, was auf Textfig. 3 und 4 abgebildet ist. Die Abschnürungs- und Degenerationsprozesse schreiten oft nicht vollkommen gleichmäßig vor. Der auf Textfig. 3 abgebildete Hydrant ist z. B. in der Degeneration weiter vorgeschritten, als der auf Textfig. 4 abgebildete Polyp, obschon die Abschnürungsvorgänge im letzten Hydranten bedeutend deutlicher wahrnehmbar sind. Jetzt ist eigentlich der Autotomieprozeß vollzogen. Bei leichtester Bewegung des Tieres oder bei leichtester Erschütterung des Wassers fällt der Hydrant ab. Es kommt aber auch vor, daß, wenn eine Erschütterung vermieden wird, der so degenerierte und vom Cönosark abgeschnürte Hydrant so lange auf dem Stamm sitzen bleibt, bis der neugebildete Polyp herausbefördert wird und dabei den Überrest des alten Polypen verdrängt.

Bei Betrachtung des Autotomieprozesses drängt sich die Frage auf, worin das eigentliche Auslösungsmoment für diesen Prozeß zu suchen sei. Der Kopf, welcher an dem *Tubularia*-Stamme gebildet wird, hat nur eine begrenzte Zeitdauer und wird nachher autotomiert. Die Zeit seines Bestehens hängt von verschiedenen Umständen ab. In der nachstehenden Tabelle sind die Ziffern aufgeführt, welche in Stunden die Zeit vom Austritt des Kopfes aus dem Perisark bis zum Ende der Autotomie ausdrücken.

Tabelle III.

Die Zeitdauer des I. Kopfes am oralen Ende in Stunden	Die Zeitdauer des II. Kopfes am oralen Ende in Stunden	Die Zeitdauer des I. Kopfes am aboralen Ende in Stunden	Die Zeitdauer des II. Kopfes am aboralen Ende in Stunden
70	109	168	47
120	23	144	—
140	29	120	29
98	51	106	29
120	78	79	47
43	28	71	46
51	46	73	68
73	46	80	33
93	98	152	—
51	49	60	—
145	—	102	49
83	—	70	—
110	—	110	—
110	—	110	—
99	—	99	—
70	35	—	—
95	—	73	—
Mittel abgerund. 92	54	99	47

Vergleicht man die entsprechenden Ziffern untereinander, so kommt man gleich zu dem Schlusse, daß die Schwankungen in der Lebensdauer der Hydranten bei einzelnen Individuen ziemlich groß sind. Ein bedeutender Unterschied läßt sich dabei nicht feststellen, ob man am oralen oder aboralen Ende die Zeit der Lebensfähigkeit der Polypen bestimmt. Findet aber nach der ersten Autotomie und der Ausbildung der regenerierten Polypen eine neue Regeneration statt, so fällt der sekundäre Kopf schneller ab, als der primäre. Zu diesem Schlusse kommt man, wenn man die Ziffern der I. Kolonne mit denen der II. und die Ziffern der III. Kolonne mit denjenigen der IV. vergleicht. Mit zwei Ausnahmen sind die Ziffern der II. und IV. Kolonne kleiner als die entsprechenden Ziffern der Kolonne I und III. Vergleicht man weiter den morphologischen Zustand des primären Kopfes mit dem Hydranten, welcher nach der Autotomie als zweiter Hydrant produziert wird, so bemerkt man, daß der zweite Hydrant gewöhnlich schwächer entwickelt ist, als der erste. Dies kann auch der Grund davon sein, daß die Autotomie dieses Polypen schneller eintritt, als die des ersten Hydranten, welcher mehr widerstandsfähig ist.

Einen Beleg für diese Behauptung bildet noch das Ergebnis andrer Experimente. Werden namentlich Stücke von ganz frischen und kräftigen *Tubularia*-Stämmen mit ihren Polypen in Sand eingelegt und zugeschüttet, so daß durch den Sand ein Druck auf die Hydranten ausgeübt wird, so bemerkt man schon nach einigen Stunden, daß das rote Pigment in großer Quantität im Gewebe des Hydranten erscheint; es treten in diesem Hydranten sehr schnell die Degenerationserscheinungen auf und durch diese Rückbildungserscheinungen wird auch die Autotomie dieses Polypen veranlaßt. Ich habe beobachtet, daß nach 24 und spätestens in 43 Stunden die Autotomie immer unter solchen Verhältnissen erfolgt. Die wesentlichen Resultate unsrer Beobachtungen lassen sich dahin zusammenfassen: 1) Der Autotomie gehen immer Degenerationserscheinungen am Polypen, welcher der Autotomie unterliegen soll, voraus. 2) Die Polypen, welche nach einmal vollzogener Autotomie wieder regeneriert werden, werden immer schneller als die ersten Polypen abgeworfen. 3) Das künstliche Hervorrufen der Degenerationserscheinungen am Polypen beschleunigt die Autotomie desselben.

Wir sind demnach, glaube ich, zu der Vermutung berechtigt, daß das Auslösungsmoment für die Autotomie bei *Tubularia* in den Veränderungen zu suchen ist, welche im Hydranten

auftreten. Die Autotomie könnte also als eine Reaktio
von seiten des übrigen Teils des Organismus auf die Ände
rung des normalen Zustandes der Nachbarschaft aufgefaß
werden. — Man könnte weiter fragen, in welchem Zusammenhang
die Autotomie mit der nachfolgenden Regeneration des Hydrante
steht. Es ist namentlich eine längst bekannte Tatsache, daß nac
vollzogener Autotomie der Regenerationsprozeß wieder an derselbe
Stelle zustande kommt. Durch Autotomie wird das Auslösungs
moment für die künftige Regeneration geschaffen. Als dieses Aus
lösungsmoment wird entweder die Wundfläche an und für sich au
gefaßt, oder wie es zuerst Roux (93) betont hat, »die Störung de
normalen Anordnung der Zellen, wobei man allerdings annehme
kann, daß dadurch die Zellen ihrer Nachbarschaft beraubt werden«
Beinahe dasselbe drückt Driesch (01) aus, wenn er »das Nichtmeh
vorhandensein eines gewissen Organs oder Organkomplexes« als Aus
lösungsmoment betrachtet[1]).

Für diese Fälle, in welchen die Regeneration erst nach voll
zogener Autotomie eintritt, könnte man als Auslösungsmoment da
»Nichtmehrvorhandensein der früheren Nachbarschaft« betrachte
Aber wie wir oben sahen, kommen auch Fälle vor, wo der alt
Hydrant sich noch an Ort und Stelle befindet und hinter ihm de
nächste Kopf in Bildung begriffen ist; der alte Polyp war also noc
nicht vollkommen abgeschnürt und die Anlage des nächsten Hydrante
war schon sehr deutlich zu sehen. Für solche Fälle reichen di
oben angeführten Anschauungen über die Auslösungsmomente für di
Regeneration meiner Ansicht nach nicht aus. Ich glaube also, da
nicht nur der Mangel der ursprünglichen Nachbarschaft, sonder
auch die Störung im normalen Zustande der Zellen — (di
Degenerationserscheinungen an dem alten Hydrant waren schon fes
zustellen) — als Auslösungsmoment gelten kann.

Aus obigem geht ferner hervor, daß bei *Tubularia* dieselbe
Momente, welche die Autotomie veranlassen, gleichzeitig auch a
Auslösungsmomente für nachfolgende Regeneration zu wirken in
stande sind. — Die Regeneration führt zur Entstehung eines neue
Kopfes, welcher wieder durch Autotomie abgeworfen wird. Dies
Prozesse wiederholen sich mehrmals nacheinander. Die Köpf
zweiter Ordnung sind schwächer als die ersten, die Polypen, welch

---

[1]) Vgl. die Zusammenstellung der Tatsachen, welche für die eine od
die andre Hypothese sprechen, in Drieschs Organ. Regulationen, S. 60—62.

ls tertiäre Bildungen erscheinen, sind wieder schwächer als die, velche als sekundäre Gebilde entstanden sind. Zum vierten Male commt es überhaupt nur selten zur Regeneration. Nun drängt sich ie Frage auf, wodurch der Wiederholung der Regenerationserschei-ungen ein Ende gesetzt wird. Die Beantwortung dieser Frage steht m innigen Zusammenhange mit der Analyse der histologischen Re-enerationsvorgänge. Dieselben sollen in einem der nächsten Kapitel enauer besprochen werden und im Zusammenhange damit soll auch iese Frage näher erörtert werden.

III. Regulationserscheinungen nach der Längsspaltung des Tubulariastammes.

Die Regulationserscheinungen, welche nach der Längsspaltung es *Tubularia*-Stammes sich abspielen, beginnen schon in einigen Mi-uten nach der Operation. Die ersten morphologischen Veränderungen ühren zur Herstellung einer geschlossenen Darmhöhle.

A. Die Herstellung der geschlossenen Darmhöhle.

Daß die längsgespaltene Darmhöhle sich schließt, ist aus den ngaben von Bickford und Driesch schon längst bekannt. Wie ber dieser Prozeß zustande kommt, das wurde von den genannten orschern nicht näher studiert. In einer im vorigen Jahre publizierten rbeit hat Morgan in kurzem auf die Art der Schließung der Darm-öhle des *Tubularia*-Stammes hingewiesen. Er erwähnt: »a thin embrane develops near the end, which extends squarelly across the id. This membrane is composed of ectoderm on its outer and ndoderm on its inner surface«. Wir finden in der bisherigen Lite-atur keine Angaben über die histologischen Vorgänge, welche die egeneration der Polypen an den längsgespaltenen *Tubularia*-Stäm-en begleiten.

Diese Vorgänge habe ich während meiner Experimente über egulationserscheinungen bei *Tubularia* näher studiert und ein Teil einer Resultate wurde schon in einer vorläufigen Mitteilung im origen Jahre publiziert.

Mit dieser Schilderung von Morgan stehen die Resultate meiner eobachtungen in vollkommenem Einklang. Die von ihm beschrie-ene Art der Schließung der längsgespaltenen Darmhöhle ist jedoch cht die einzige Art, auf welche dieser Prozeß zustande kommen ann. In mehreren Fällen wird wirklich die ursprüngliche Darm-

höhle, die geöffnet wurde, geschlossen. Es kann jedoch auch eine neue Darmhöhle entstehen, wie das aus den folgenden Erörterungen sich ergeben wird. Ich habe diese Vorgänge am lebenden Material und an Schnittpräparaten studiert.

Die Herstellung einer geschlossenen Darmhöhle, in welcher eine Zirkulation stattfinden wird, beginnt gleich nach der Operation und der Vorgang dieses Prozesses kann verschiedene Wege einschlagen welche jedoch zu demselben Resultat führen: zur Herstellung der Darmhöhle.

In keinem Falle wird die Darmhöhle durch Umbiegung und Annäherung der Schnittränder zustande gebracht, wie dies mit vollem Recht MORGAN hervorgehoben hat. Der Zusammenhang des Cönosarks mit dem Perisark ist zu innig, als daß so ein Prozeß möglich wäre.

1) Im ersten Typus der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle kann man schon einige Minuten nach der Operation eine Verdickung der Schnittränder wahrnehmen. Diese Verdickungen der Ränder ragen über die geöffnete Darmhöhle hervor, so daß jetzt die Rinne von beiden Seiten teilweise von diesen Leisten bedeckt ist was die Figur 1 im Querschnitt wiedergibt. In späteren Stadien nähern sich diese Leisten aneinander und können, wie das MORGAN angegeben hat, sich in der Mitte über der Rinne treffen, und miteinander verschmelzen; die beiden verschmolzenen Leisten bilden wie eine brückenähnliche Platte über der Rinne. In der Medianlinie dieser Brücke ist noch längere Zeit nach der Verschmelzung eine Naht wahrnehmbar, welche die Verschmelzungslinie der beiden Leisten in einheitliche Schlußmembran andeutet. Woher stammt das Material zur Bildung der Schlußmembran?

Es handelt sich hier sicher um keine Proliferationsprozesse der Zellelemente. Ich habe auf Schnittpräparaten weder direkte noch indirekte Kernteilungen, sondern stets die Zellkerne im Ruhestadium gefunden. Diese Tatsache läßt sich übrigens überall bei den Regulationsvorgängen, bei welchen es sich um möglichst rasche Restitution handelt, feststellen. Überall vermißt man dort eine Vermehrung der Zellelemente. Auch hier bleibt also die Zahl der Zellelemente unverändert. *Das Material für die Bildung der Schlußmembran wird durch Verlagerung der Zellen geliefert.*

Bald nach der Operation sieht man, daß das Cönosark sich von den beiden Perisarkenden zurückzieht, so daß die Cönosarkrinne etwas kürzer ist als die Perisarkrinne. Außerdem platten sich die Zellen ein wenig ab. Zur Auskleidung derselben Oberfläche de

erisarks, welche früher von einer größeren Anzahl der zylindrischen
lemente bedeckt war, genügt eine geringere Anzahl der Zellen,
rausgesetzt, daß dieselben breiter (also platter) sind. Es bleibt
so eine Anzahl von Zellen übrig, die zur Bildung der Leisten ver-
aucht wird. An der Bildung dieser Leisten nehmen zuerst die ento-
rmalen Zellen teil; erst später werden diese Leisten von ekto-
rmalen Elementen umwachsen. Figur 2 stellt das Bild eines
lchen Stadiums dar. Wir sehen hier an beiden Rändern zwei quer
rchgeschnittene Leisten, welche aus entodermalen Zellen bestehen,
er teilweise schon vom Ektoderm umwachsen sind. Diese Art
s Verschlusses der Darmhöhle, welche bei der Operation geöffnet
urde, kann sich in manchen Fällen bedeutend komplizieren. Man
eht in solchen Fällen schon am lebenden Material, daß im In-
ern des Gewebes der beiden Leisten, welche die Rinne zu
erbrücken versuchen, eine Zirkulation beginnt. Diese Zirkulation
uert so lange, bis eine Verschmelzung der beiden Leisten zu einer
nheitlichen Schlußmembran stattgefunden hat. Von dieser Zeit an
ört die Zirkulation im Innern der Leisten auf und beginnt in der
tzt schon geschlossenen Darmhöhle.

Die Entstehungsweise dieses provisorischen Zirkulationskanals
ird auf Grund der histologischen Präparate verständlich. Die Leisten
lden sich hier wie gewöhnlich an beiden Schnitträndern; im wei-
ren Entwicklungsgang degenerieren jedoch manche entodermalen
lemente, die in dem Leistengewebe die Mitte einnahmen, und an
elle derselben entsteht das Lumen. Fig. 2 stellt den Querschnitt
nes solchen Stadiums dar. In beiden Leisten ist ein deutliches
umen wahrnehmbar. Das ist eben das Lumen des Kanals, in
elchem in vivo die Zirkulation stattgefunden hat.

Wie bekannt, ist das Entoderm der *Tubularia* in zwei bis drei
ünne Falten erhoben, welche frei in die Darmhöhle hineinragen.
s kommt auch vor, daß die Leisten, welche an den Schnitträndern
ch bilden, nicht direkt miteinander, sondern mit entodermalen
alten zusammentreffen und verwachsen. In Fig. 3 sehen wir einen
uerschnitt, an welchem die Verwachsung der entodermalen Falte
it der Leiste, in welcher sogar ein Zirkulationskanal sichtbar ist,
ch vollzogen hat.

Über den Mechanismus der Zirkulation kann ich auf Grund
einer bisherigen Experimente und Präparate nichts Näheres mit-
ilen. Die Zirkulation macht den Eindruck, als ob sie durch Flim-
erbewegung hervorgerufen wäre. Eine sorgfältige Behandlung und

genaue Beobachtung der Präparate ließ keine Cilien an der Innenfläche des Kanals nachweisen.

Der Kanal, der in den Leisten entstanden ist, ist kein beständiges Gebilde. Wenn sich die Leisten in der Medianlinie treffen und verschmelzen, obliteriert der Kanal. In der Mitte der quer durchgeschnittenen Schlußmembran unterhalb der Naht kann man noch die Gruppe der entodermalen Zellen beobachten (Fig. 4), welche den Rändern des früheren Kanals entsprechen.

Die Zeit, welche zur Herstellung der vollkommen geschlossenen Darmhöhle notwendig ist, hängt natürlich von dem Umstande ab, ob ein größerer oder kleinerer Streifen des Stammes ausgeschnitten wurde. Eine ganz genaue Halbierung des Röhrchens, welche die Entstehung von zwei symmetrischen Rinnen zur Folge hätte, läßt sich schwer durchführen. Gewöhnlich sind die Rinnen ungleich. Von dem Umfange der Rinne hängt in gewissem Grade auch die Dauer ihrer Herstellung ab. Gewöhnlich ist schon nach einer Stunde, oft sogar nach 45 Minuten die Darmhöhle geschlossen; in andern Fällen dauert der Prozeß länger, manchmal bis zu 2 Stunden.

Die ganze Schlußmembran bedeckt sich mit einer dünnen Perisarkschicht, welche von den ektodermalen Zellen ausgeschieden wird und einen Zusammenhang mit dem alten Perisark gewinnt. Daß das Perisark überhaupt regeneriert werden kann, wurde von MORGAN erwähnt. Bei der Beschreibung des Verschlusses des quer durchgeschnittenen *Tubularia*-Stammes gibt MORGAN an: »A thin Perisarc is then secreted over the end.« Aus dem Vorhergehenden ersieht man, daß auch an längeren Strecken die Ausscheidung des neuen Perisarks möglich ist.

2) Die Herstellung der geschlossenen Darmhöhle kann auch auf andre Weise zustande kommen.

Am lebenden Material sieht man, daß die beiden Schnittränder nach der Längsspaltung des Stammes bedeutend dicker werden. Diese Verdickung nimmt an Breite zu und in den verdickten Rändern wird beiderseits die Strömung der Körnchen sichtbar. — An Schnittpräparaten kann man sich leicht überzeugen, daß gleich nach der Operation sich die entodermalen Elemente an den beiden Rändern gesammelt haben, und daß darauf in dem Zellenwall auf die oben beschriebene Weise ein Lumen entstanden ist. Dieses Lumen vergrößert sich beiderseits immer mehr, indem die Zellen der medialen Wand dieser Kanäle in der Richtung, welche in Fig. 5 durch einen Pfeil bezeichnet ist, sich von beiden Rändern verschieben. Fast

ırallel zu der alten Wand (a) stellt sich jetzt eine neue Wand (b) s Kanals (α) her, so daß zwei Höhlen beiderseits entstanden. Die ände b, b' wachsen dann gegeneinander und nähern sich immer ehr der medialen Linie der Rinne, wo sie endlich miteinander rschmelzen (Fig. 6). Die beiden neuen Darmhöhlen, welche zuerst an n Rändern entstanden waren, vereinigen sich miteinander und bilden ıe gemeinsame Darmhöhle, in welcher rege Zirkulation stattfindet.

Der Prozeß verläuft hier ebenfalls ohne Zellproliferation. Die hließung der Darmhöhle nimmt in diesem Falle bedeutend mehr it in Anspruch als beim ersten Typus. Oft ist nach 6—7 Stunden ıe vollkommen geschlossene einheitliche Darmhöhle zu sehen. esen Typus habe ich in den Fällen beobachtet, wo der *Tubularia*-amm in zwei beinahe gleiche Rinnen durch Längsspaltung geteilt ırden ist.

3) In den beiden beschriebenen Typen der Herstellung der ırmhöhle wurde eigentlich keine neue Höhle gebildet, sondern der ıum der früheren Darmhöhle überbrückt und zum Verschluß ge-ıcht. In dem dritten Typus dagegen wird eine vollkommen neue ırmhöhle geschaffen.

Ungefähr eine Stunde nach der Operation sammeln sich die todermzellen in mehreren Schichten übereinander. Eine derartige ısammlung der entodermalen Elemente läßt sich durch amöboide wegung der Zellen erklären. Den Grund zu dieser Behauptung fern mir die Schnittpräparate, welche ich von diesen Stadien an-fertigt habe. Die ursprünglich gleichen zylindrischen Elemente hmen sehr mannigfaltige Gestalten an; man sieht spindelförmige, iptische, etwas abgerundete oder längliche Zellformen. Diese Ge-ltsverschiedenheit der Zellelemente findet ihre Erklärung darin, ß die Zellen in verschiedenen Phasen ihrer aktiven Bewegungen iert wurden.

Wenn alle entodermalen Zellen eine solche Anordnung ange-nmen haben, wird diese ganze Masse von den ektodermalen Zellen wachsen (Fig. 7). Die Ektodermzellen schieben sich von den ndern über die Entodermschichten vor (Fig. 7), so daß dieselben gsam von einer ektodermalen Zellschicht bedeckt werden. So-t drängt sich hier die Frage nach der Herkunft der Zellelemente f, welche hier in mehreren Schichten aufeinander liegen. Ich ıube aus der Beobachtung am lebenden Material und aus meinen iparaten schließen zu können, daß diese Zellen aus den termi-ıen Abschnitten sowie aus den randständigen Stellen der Rinne

ausgewandert und in die mediale Partie der Rinne gelangt sin
Zu dieser Behauptung berechtigt die Wahrnehmung, daß in dies
Teilen der Rinne das Perisark vom Cönosark nicht ausgekleidet ist

Das ganze entodermale Zellmaterial ist bis dahin zu einem solid
dicken Streifen am Boden der Perisarkrinne angesammelt. E
später bildet sich eine **neue** Darmhöhle (Fig. 8). Sie bildet sich
der Zeit, als die Oberfläche von den ektodermalen Zellen umwachs
wird. Zu dieser Zeit zerfallen einzelne entodermale Elemente
kleinen plasmatischen Körnchen. Der Raum, welcher früher v
diesen Zellen ausgefüllt war, wird jetzt zu einer kleinen Höh
welche die Anlage der neuen Darmhöhle bildet (Fig. 8). Diese ne
Höhle wird sodann weiter und größer, teilweise durch weiteren Z
fall, teilweise wahrscheinlich durch Auseinanderweichen der bena
barten Elemente, und es beginnt in ihr gleich die Zirkulation. Die
Typus der Herstellung der Darmhöhle ist, wie aus dem Vorh
gehenden zu ersehen ist, prinzipiell verschieden von den zwei Typ
die ich in den vorigen Bemerkungen geschildert habe. **Hier wi
nicht die frühere, ursprüngliche, durch die Operation g
öffnete Darmhöhle zum Verschlusse gebracht, sondern
wird eine ganz neue Darmhöhle geschaffen.** Die Entstehu
der neugebildeten Darmhöhle wird hier durch den Zerfall eines Te
der entodermalen Zellelemente eingeleitet, die Darmhöhle bildet si
also **im Entoderm selbst.**

Was die Zeitdauer dieses Vorgangs anbetrifft, ist dieser Typ
zwischen die zwei zuerst beschriebenen Typen zu stellen.

Der Typus der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle ist v
dem Umfange des Spaltstücks an der betreffenden Stelle abhäng
was sich an einem längeren ungleichmäßig gespaltenen Stücke d
Tubularia-Stammes feststellen läßt. An der Stelle, wo die Rin
dicker und tiefer ist, wird die Darmhöhle anders geschlossen, als
den Stellen, wo sie kleiner und sichtbar ist.

Aus den Beschreibungen der drei verschiedenen Typen der H
stellung der Darmhöhle geht hervor, daß dieser Vorgang als
Regulationsprozeß angesehen werden kann, in welchem derse
Effekt auf verschiedenem Wege erzielt werden kann. In allen d
Typen dieses Regulationsvorganges ist der morphologische Pro
eine Kombination der Umordnung der Elemente mit Degeneratio
vorgängen. (Restitution durch Degeneration, Driesch.) Einen äh
lichen Prozeß der Umordnung der Zellen und eine Abplattung u
Verschiebung der der Wunde am nächsten gelegenen Elemente u

ihre Verwendung zur Deckung der Wundfläche hat BORN in Anfangsstadien der Regeneration bei Froschlarven beobachtet. Dort hatte aber dieser Vorgang nur den Charakter einer provisorischen Regeneration — hier führt er zur definitiven Herstellung einer geschlossenen Darmhöhle. Die Zerfallsprozesse, welche beim ersten Typus den Kanal der provisorischen Zirkulation, bei dem zweiten, besonders aber beim dritten Typus die Anlage der definitiven Darmhöhle geschaffen haben, sind ebenfalls als Regulationsvorgänge anzusehen. In der Literatur erscheinen immer neue Angaben, welche die Bedeutung der Degenerationsprozesse für die Gestaltung des Organismus sowohl bei ontogenetischen Prozessen, wie auch bei Regulationsvorgängen betonen. In sehr zutreffender Weise hat diese Art der Regulation DRIESCH definiert: Solche Vorgänge nennt dieser Forscher Restitution durch Destruktion. »Unter diesem Namen — sagt DRIESCH — sollen alle Fälle von deutlicher Rückbildung von Organen, Organkomplexen oder Organteilen zur Darstellung kommen, welche restitutiv sind, d. h. auf Erreichung normaler Konfiguration des Ganzen hinzielen.«

In dem von mir geschilderten Fall der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle liegt ein neuer Fall solcher Regulation vor. Im »Biologischen Zentralblatt« hat neuerlich MOSZKOWSKI »eine kritische Studie« den »Organischen Regulationen« von DRIESCH gewidmet. Unter andern Vorwürfen, die er gegen den Begriff »Regulation« ins Feld führt, tritt er auch der »Restitution durch Destruktion« entgegen, die seiner Meinung nach keine Handhabe dafür ist, »daß es wirklich aktive organische Regulationen gibt« (MOSZKOWSKI, 03, S. 444). MOSZKOWSKI schreibt weiter: »Wir fassen diese Restitutionen so auf, daß das fertige Material infolge der Störung (eventuell, wie der zu große Pharynx bei Bruchstückchen von *Planaria*, durch mangelnde Ernährung) zugrunde geht und das neue Geschehen aus embryonalem, also noch entwicklungsfähigem Gewebe erfolgt. Gerade über diese Vorgänge fehlen eingehende histologische Untersuchungen noch ganz, diese allein aber sind imstande, uns nähere Aufklärung zu geben, was denn noch eigentlich bei diesen Restitutionen vorgeht.«

Da MOSZKOWSKI diese seine Auffassung nicht auf eigne histologische Untersuchungen gründet, so braucht dieselbe auch nicht ausführlich widerlegt zu werden. Auf Grund der Untersuchungen von GAST und mir bei *Pennaria*, welche jüngst in der schönen Arbeit von THACHER ihre Bestätigung gefunden haben, weiter auf Grund der jetzt beschriebenen Untersuchungen über Herstellung der Darmhöhle von

Tubularia glaube ich den Vorwürfen von MOSZKOWSKI entgegentreten zu können. Ich glaube also, daß DRIESCH vollkommen berechtigt war, den Begriff »Regulation durch Destruktion« einzuführen. Während ich MOSZKOWSKI vollkommen zustimme, daß es »recht wünschenswert wäre, wenn die experimentellen Forscher die Fühlung mit den Ergebnissen und Methoden der deskriptiven Morphologie nicht gar zu sehr verlören,« — so glaube ich doch, daß diese Sache schon allgemein anerkannt ist. So schreibt z. B. DRIESCH oft in seinen »Organischen Regulationen«: »eine eingehende histologische Untersuchung wäre dringend erwünscht«.

Kehren wir nun zur Schilderung des weiteren Verlaufs der Regulationsvorgänge zurück. Nachdem die geschlossene Darmhöhle hergestellt ist, beginnt die zweite Periode der Regulation nach der Längsspaltung. Die Zeit, in welcher so zu sagen die Vorbereitung zur Regeneration der Hydranten stattfindet. Diese Periode dauert bis zur Anlage der sich regenerierenden Hydranten, was nach 2—4 Tagen geschieht. Die rinnenförmige Gestalt des Stammes verändert sich so, daß eine im Querschnitt vollkommen runde Form angenommen wird. Oft kann man kaum erkennen, daß der Stamm operiert war. Nur das Perisark bleibt natürlich an der Seite, wo die neue Wand der jetzigen Darmhöhle entstanden ist, bedeutend dünner. Das ganze Cönosark gruppiert sich anders in dieser Periode. Man sieht gewöhnlich das Cönosark von beiden terminalen Enden sich noch mehr zurückziehen; auch an Stellen, wo die Rinne schmäler war, wird das Cönosark oft unterbrochen. Das ursprüngliche durch die Operation gewonnene Bild erfährt jetzt eine Veränderung. Die Perisarkrinne hat sich zum Perisarkrohr von ungleichmäßiger Dicke verändert. In dem Perisarkrohr liegt entweder ein einheitliches kontinuierliches Cönosarkrohr, oder es ist öfters in zwei bisweilen sogar in drei oder noch mehrere Abschnitte, Cönosarkröhrchen, geteilt. Diese Abschnitte werden sich wie isolierte Stücke des *Tubularia*-Stammes verhalten.

Wie erklärt sich die öfters vorkommende Kontinuitätstrennung im Cönosark? Das Prinzip ist hier wieder dasselbe, wie bei der Bildung der Schlußmembran. Das Tier produziert keine neuen Zellelemente und muß mit den vorhandenen Zellen alles besorgen. Wir haben gesehen, daß das Tier eine walzenförmige Gestalt annimmt, dazu wird eine Anzahl von Zellelementen verbraucht, ebenso als Material für die Hydrantenanlagen. Deswegen reichen die vorhandenen Zellen nicht mehr aus, um die ganze Länge des Perisark-

rohres auszukleiden. Daraus resultiert die Durchschnürung und das Zurückziehen des Cönosarks an den dünneren Stellen. Daß diese Vermutung berechtigt ist, beweist die Tatsache, daß oft unmittelbar vor der Entstehung der Hydrantenanlagen die Cönosarkdurchschnürung an mehreren Stellen sich vollzieht.

Bei den Hydroidpolypen waren schon solche Umlagerungen der Zellelemente von mir und GAST (03) in der Arbeit über Regulationserscheinungen bei *Pennaria Cavolinii* beschrieben. Bei dem letzterwähnten Tiere jedoch, wo der Zusammenhang mit dem Perisark bedeutend lockerer ist, geht dieser Umlagerungsvorgang bedeutend schneller vor sich und, wie die direkte Beobachtung des lebenden Materials nachgewiesen hat, läßt sich der Mechanismus dieser Vorgänge durch rasche Kontraktionen, welche man auf größeren Strecken wahrnehmen kann, erklären. Da bei *Tubularia* der Zusammenhang des Cönosarks mit dem Perisark bedeutend inniger ist, kann die Umlagerung des Cönosarkmaterials nur sehr langsam geschehen.

Nur an den verdünnten Stellen wird zuerst lokal der Zusammenhang mit dem umgebenden Perisark gelockert — und hier kommt es durch energische Kontraktion des Cönosarks zur vollständigen Trennung in zwei, resp. mehrere Abschnitte. Gleichzeitig mit der Trennung der Kontinuität des Cönosarks wird selbstverständlich auch die Darmhöhle getrennt — und an Stelle einer einheitlichen Zirkulation entstehen jetzt gesonderte Strömungsgebiete in einzelnen Abschnitten des Cönosarks.

Die einzelnen Cönosarkabschnitte können entweder einer vollkommenen Degeneration anheimfallen oder noch Polypen produzieren. Im ersten Falle zerfällt die ganze Cönosarkrinne in viele Abschnitte, welche sich nachher zu einzelnen Kugeln abrunden. In diesen Kugeln ist noch längere Zeit eine rege Zirkulation der Körnchen wahrnehmbar, bis endlich die Kugeln ganz rotes Aussehen zeigen und bald vollkommen degenerieren. Wovon es abhängt, ob die Regulation wirklich zur Regeneration des Polypen führt, oder ob schon nach der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle eine völlige Degeneration erfolgt — ist schwer zu entscheiden. Ja man sieht sogar, daß nach länglicher Halbierung des Stammes die eine Hälfte vollkommen normal die Hydranten bildet, die andre Hälfte dagegen der Degeneration anheimfällt. — Ich habe Gelegenheit gehabt, den Prozeß der Degeneration an den Schnittpräparaten zu beobachten. Man könnte ihn »körnige Degeneration« nennen. Er beruht nämlich darauf, daß im Protoplasma der Zellen grobe rote Körnchen ent-

stehen, welche bald in die Darmhöhle gelangen. Eine Anzahl von Zellen zerfällt ganz. Das Cönosark wird immer dünner und kürzer, resp. zerfällt in kleinere Cönosarkabschnitte. Indem das Cönorsark dünner wird, muß es sich vom alten Perisark, welches nicht nachgiebig ist und sich nicht verdünnt, abtrennen. Bald jedoch scheidet es neues Perisark aus. Das Dünnerwerden des Cönosarks geht Hand in Hand mit der Ausscheidung des Perisarks durch dasselbe. Wenn sich nachher das Cönosark zusammenzieht, verläßt es stellenweise das Perisark.

An den Präparaten von solchen Stellen sieht man schichtenweise angeordnetes Perisark (Fig. 16) mit einem leeren Lumen, welches vom Cönosark verlassen wurde, oder in welchem das Cönosark einer vollkommenen Degeneration und einem vollkommenen Zerfall anheimfällt. — Der Prozeß der Körnchenbildung, welcher in den Fällen der Degeneration zu vollkommenem Zerfall der Zellelemente führt, kommt jedoch noch in den Fällen vor, wo eine Regeneration der Hydranten stattfindet. —

In den Fällen, in welchen die Cönosarkabschnitte die neuen Hydranten bilden sollen, folgt dem Prozesse der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle ein Vorbereitungsstadium zur Hydrantenbildung. Dieses Stadium zeichnet sich durch rege Zirkulation der Körnchen in der Darmhöhle aus.

B. Die Zirkulation und ihre Bedeutung.

Kurz nach der Operation des Tieres, sobald nur die Darmhöhle hergestellt wurde, oft sogar noch während der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle, treten besonders die Veränderungen in der inneren Struktur der Entodermzelle hervor. Das vorher fast ganz homogene oder nur feinkörnige Protoplasma zeigt jetzt grobe Körner, welche in den mit Osmium fixierten Präparaten tief schwarz erscheinen. In dem Material, welches mit Sublimat fixiert und nachher mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt wurde, färben sich diese Körnchen intensiv rot. Außer diesen Körnchen treten in den Entodermzellen auch andre körnige Gebilde auf, welche sich als Pigmentkörnchen erweisen. Diese Körnchen erscheinen am lebenden Material rot.

Bei der Beschreibung der histologischen Vorgänge bei der Hydrantenregeneration bei *Tubularia* ist STEVENS (01) auf die Genese der Plasma- und Pigmentkörnchen eingegangen. Meine Beobachtungen in dieser Beziehung stimmen in den Hauptpunkten mit denjenigen

on STEVENS überein. STEVENS hat zuerst unter den Körnchen, elche, wie aus früheren Beschreibungen bekannt war, an der Zirulation teilnehmen, zwei Arten unterschieden: »In the living tissue ey (bezieht sich auf plasmatische Körnchen) were translucent corless, or slightly yellowich, and identifical in forme size and distriution with the yellow granules of the sections of *Tubularia mesemyanthemum.* In the same cells and also in the other parts of the ndoderm were found the irregular grains and masses of red pigent.«

Meine Beobachtungen bestätigen vollkommen diese Beschreibung nd bezüglich der weiteren Schicksale der Entodermzellen und der edeutung der Strömung kann ich noch einige Bemerkungen hinzugen. Unter den Zellen, welche die genannten Plasma- und Pigentkörnchen produzieren, kommen Zellen vor, deren ganzer Zellleib ır Produktion dieser Gebilde verbraucht wird. Die Konturen solıer Zellen sind unregelmäßig, der Zellkern liegt in einer grobkörigen Masse. Der ganze Zellleib zerfällt, die Zellkerne treten gleichlls in die Zirkulationsflüssigkeit, so daß man mit vollkommener ewißheit feststellen kann, daß die gesamten Bestandteile er Entodermzellen in die Zirkulationsflüssigkeit überehen. Es ist jedoch selbstverständlich, daß nicht alle Entodermellen auf diese Weise zerfallen und das Zirkulationsmaterial bilden; en größten Teil derselben produzieren zwar auch die Plasma- oder igmentkörnchen, welche aus den Zellen in die Darmhöhle herausefördert werden können, zerfallen aber nicht und bleiben weiter an rt und Stelle in der Entodermschicht.

In den ektodermalen Zellen erscheinen gleichfalls die plasmaschen Körnchen, ihre Produktion ist jedoch bedeutend schwächer. ie Bedeutung dieser Körnchen, welche hauptsächlich im Protoplasma er Entodermzellen entstehen und nachher an der Zirkulation teilehmen, ist viel in der Literatur erörtert worden. Ich gehe auf diese ypothesen der »organbildenden Stoffe« hier nicht näher ein, da sie on DRIESCH[1]) eingehend berücksichtigt und besprochen wurden, — eschränke mich nur auf einige Bemerkungen. Ich glaube namentch, daß man in diesen Gebilden die beiden Arten der Körnchen charf auseinander halten muß. Wie aus dem Vorhergehenden erichtlich ist, sind die plasmatischen Körnchen (sensu stricto) und

[1]) Vgl. DRIESCH, »Organische Regulationen«. S. 117—121. II. »Neue Antvorten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie.« S. 872—879.

Pigmentkörnchen zu unterscheiden. Ich stimme vollkommen STEVE
zu, daß die Pigmentkörnchen vom Polypen während des Reparation
prozesses nach außen ausgeschieden werden. Daß wenigstens e
Teil solcher Körnchen auf diese Weise entfernt wird, kann man m
vollkommener Sicherheit feststellen. Diesen Gebilden kann also nic
eine so große Bedeutung zugeschrieben werden, wie früher DRIESC
ihnen beigelegt hat. Aus der Beschreibung des Prozesses d
Herstellung der Darmhöhle ist jedoch eine ausgesprochen
Tendenz[1]) zu ersehen, den Kanal für die Zirkulation s
schnell als möglich herzustellen. Sind die Bedingungen z
baldigen Ausbildung der Darmhöhle ungünstig, so wird ein provis
rischer paariger oder einfacher Zirkulationskanal ausgebildet, welch
so lange durchgängig bleibt, bis die definitive Zirkulation entsteht. I
der unmittelbaren Umgebung des Kanals produzieren die Zellen di
in Rede stehenden Körnchen, welche an der Zirkulation sofort tei
nehmen.

Daß die Zirkulation der Körnchen mit der Hydrantenbildun
in Zusammenhang steht, geht auch aus Erscheinungen hervor, welc
sich nach der Längsspaltung eines solchen Stammes abspielen, we
cher einen Hydranten besaß. War dieser Hydrant ebenfalls g
spalten, so verwuchsen die Ränder der Hydranten so, daß er kein
Wunde mehr zeigte. Die Darmhöhle des Stammes blieb jedoc
längere Zeit ganz offen. Ich werde auf diese Tatsache noch weit
unten eingehen, hier hebe ich es nur hervor als Beweis, daß di
Herstellung der geschlossenen Darmhöhle bedeutend rascher vor sic
geht, wenn der Hydrant sich erst bilden muß, als wenn er scho
da ist.

Einen Grund zur Hypothese, daß es »organbildende Stoffe« (i
Sinne von SACHS) sind, sehe ich nicht. Auch glaube ich, daß kei
Grund für die Annahme spricht, daß in den Körnchen ein »Hydranten
stoff« direkt transportiert wird, wie es früher DRIESCH[2]) für das rot
Pigment annahm, mir scheint nur die Zirkulation der Körnche
den Stoffwechsel der Zellelemente, welcher während de
Dauer der formativen Prozesse bedeutend erhöht sein muß
zu vermitteln und zu unterhalten. Diese hier zirkulierende
Stoffe, in welchen sich alle Bestandteile von Zellelementen vorfinden
können nachher von andern Zellen aufgenommen werden.

---

[1]) Ich gebrauche diesen Ausdruck in deskriptiver Bedeutung.

[2]) Arch. f. Entw.-Mech. IX. S. 127.

Ich stelle mir also den ganzen regulatorischen Prozeß in der Art vor: Das Tier ist von der Außenwelt vollkommen abgeschnitten, da das Perisark nur den Sauerstoffzutritt zuläßt[1]). Daß der Stoffwechsel, welcher bei der Unmöglichkeit der Zufuhr des Nährmaterials von außen nicht stattfinden könnte, doch vor sich geht — das läßt sich nach meiner Meinung darauf zurückführen, daß eine Anzahl von Zellelementen vollkommen, eine andre teilweise zerfällt, die Zerfallsprodukte in Zirkulationsflüssigkeit übergehen und von den Elementen verbraucht werden, welche die regenerative Tätigkeit unternehmen. Die Beobachtung beweist auch, daß diese Zellen in dem Reparationsareal an Volumen zunehmen[2]). Die nicht verwendbaren Teile, das rote Pigment, werden entweder in Form von größeren Ballen oder kleinen Kügelchen ausgeschieden, sobald der Hydrant herausbefördert wird.

In dem ganzen hier beschriebenen Vorgang liegt ein Regulationsprozeß vor, welcher bei beschränkter Zufuhr des Nährmaterials das Fortschreiten der formativen Erscheinungen ermöglicht.

C. Die Lokalisation der Hydrantenanlagen an den längsgespaltenen Stammstücken.

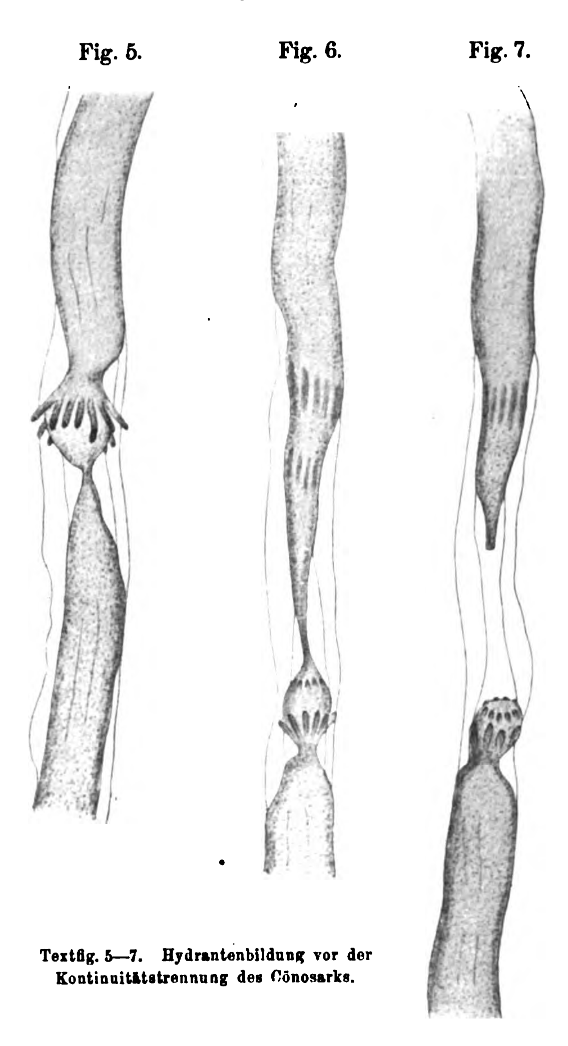
Nachdem die Darmhöhle hergestellt ist und die Zirkulation einige Tage gedauert hat, so beginnt die Bildung der Hydrantenanlagen. Diese Hydranten können auf den längsgespaltenen Stammstücken an den Enden des geschlossenen Halbzylinders entstehen. Die Ergebnisse bezüglich der Zeit der Hydrantenbildung an längsgespaltenen Stammstücken decken sich nicht damit, was uns über die Regeneration der Polypen an einheitlichen ungespaltenen Stücken von *Tubularia* bekannt ist. Wäre die Regeneration an den längsgespaltenen Stammstücken nur von denselben Faktoren abhängig, die sich auf die Reparation bei den einheitlichen Stammstücken beziehen, so müßte man erwarten, daß der Hydrant zuerst am oralen, dann am aboralen Ende sich ausbilde. Dies ist aber nicht immer der Fall. Oft habe ich an beiden Enden sich die Hydranten gleichzeitig bilden gesehen. In vielen Fällen fand auch die Neubildung zuerst am oralen und erst später an dem aboralen Ende statt.

Hat sich das Cönosark innerhalb des Perisarks in mehrere Abschnitte durchschnürt, so können sich an den Enden einzelner

---

[1]) Vgl. S. 156.
[2]) Vgl. S. 149 und Fig. 14 und 15.

Abschnitte Polypen regenerieren. Man bekommt in diesem Falle längs des Halbstammes mehrere neugebildete Hydranten. Es kommt oft vor, daß jedes Stück an beiden Enden einen Hydrant hervorgehen läßt. Die so ausgebildeten Hydranten sind natürlich innerhalb der Perisarkscheide angelegt. Während der Bildung der Hydrantenanlage lockert sich der früher innige Zusammenhang zwischen Peri- und Cönosark und der Polyp schiebt sich völlig frei aus der Perisarkröhre hervor. Wie meine Beobachtungen zuerst gezeigt haben und wie auch aus der jüngst veröffentlichten Arbeit von Morgan (03) hervorgeht, kann sich die Hydrantenanlage auch in der Mitte des Stammes ausbilden. Die Kontinuität des Cönosarks kann noch an der ganzen Länge des Stammes bestehen und dessenungeachtet können an ihm drei oder sogar vier Hydranten sich gleichzeitig entwickeln. Die Anlagen sind in solchen Fällen beiderseits in unmittelbarer Nachbarschaft des verengten Lumens des Stammes. So lokalisierte Polypen habe ich immer an den Stämmen beobachtet, welche ungleichmäßig gespaltet waren (Texfig. 5, 6). Nachdem die Darmhöhle hergestellt wurde, war der auf diese Weise geschlossene Stamm an einzelnen Stellen bedeutend dünner. Ich konnte in dem betreffen-



Textfig. 5—7. Hydrantenbildung vor der Kontinuitätstrennung des Cönosarks.

n Falle außer den Anlagen der Polypen an beiden Enden auch iderseits der Stelle, wo der Stamm dünner war, eine Hydranten-lage wahrnehmen. Solche Hydrantenanlagen sind, wie bekannt, rch einen Kranz von kurzen Streifen, welche im Cönosark ange-gt sind und durch das Perisark deutlich durchschimmern, gekenn-ichnet. Zwischen beiden Anlagen geht das Cönosark kontinuierlich ndurch (Textfig. 6), das Lumen ist hier schmäler, die Zirkulation r kleinen Körnchen besteht aber auch an dieser schmäleren Strecke. ır der Zusammenhang zwischen dem Cönosark und Perisark ist er gelockert. Die Hydrantenentwicklung schreitet vor: ein Teil s Lumens in dem Reparationsareal erweitert sich bedeutend, so ß jetzt die Anlage den Eindruck macht, als ob das Cönosark sich kal zu einem kleinen Bläschen umwandle (Textfig. 5, 6), mit dem anz der Tentakelanlagen an der Basis. — Später konnte man in o energische Kontraktionen des Cönosarks beobachten. Sie waren r an der Stelle wahrnehmbar, wo der Zusammenhang mit dem risark gelockert war. Die Kontraktionen wiederholten sich alle ar Minuten mehr als eine Stunde lang, endlich wurde der Streifen, lcher beide Anlagen miteinander vereinigte, zerrissen und der amm wurde innerhalb des gemeinsamen Perisarks in zwei schnitte geteilt (Textfig. 7).

Bisher wurde immer die Hydrantenentwicklung nur an den iden des Stammes beobachtet. Die Tatsache, daß durch die igen Experimente die Hydrantenbildung an den Stellen festgestellt ırde, wo eigentlich keine Kontinuitätstrennung des Cönosarks statt-funden hat, scheint mir aus Rücksicht auf die Analyse der Aus-sungsmomente dieser Prozesse nicht ohne Bedeutung zu sein. Wie einem der vorausgegangenen Kapitel angegeben wurde, ist in der sherigen Literatur für die Regenerationsprozesse entweder das chtvorhandensein der ursprünglichen Nachbarschaft, oder die Wunde lbst, als Auslösungsmoment aufgefaßt worden. Ich habe im Vor-rgehenden gezeigt, daß auch die Veränderungen im normalen Zu-ande der Nachbarschaft als Auslösungsmoment wirken können. tzt fragen wir: gibt in diesem Falle eines dieser Momente eine nügende Erklärung? Meiner Ansicht nach kann diese Frage ver-inend beantwortet werden. Die Wunde wurde durch die Operation r ganzen Länge des Stammes angelegt. An der ganzen Länge s Stammes haben auch die Zellen, die am Rande der Wunde lagen, re ursprüngliche Nachbarschaft verloren. Von den Veränderungen s normalen Zustandes der Zellen kann in diesem Falle keine

Rede sein. Warum hat also eben hier, wo der Stamm etwas dünne
ist, die Hydrantenbildung beiderseits stattgefunden? Die Vermutun
liegt nahe, ob nicht die Verengerung des Lumens des Stammes un
was daraus folgt, die Hindernisse, welche hier bei der Zirkulatio
entstanden, einen Einfluß ausüben können. Um diese Frage zu er
mitteln, habe ich an Stücken des *Tubularia*-Stammes Ligaturen an
gelegt und vermittels derselben eine Verengerung des Lumens her
beigeführt. Sollte die Verengerung wirklich einen Einfluß auf di
Regeneration ausüben, so hätten sich in der Nähe von der Ligatu
die Hydrantenanlagen bilden müssen. Das Resultat dieser Experi
mente war ein negatives. In keinem Fall — und ich habe mehrer
solche Experimente angestellt — hat sich die Anlage eines Hydrante
ausgebildet.

Einige Monate nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mit
teilung über Regeneration bei *Tubularia* nach Längsspaltung is
MORGANS (03) letzte Arbeit über *Tubularia* erschienen. MORGAN (03
beschreibt Experimente, in welchen er in der Mitte der Stammes
länge einen Teil des Stammes ausgeschnitten hat; er hat also ein
längliche Wunde dem Stamme angelegt. Die Art der Operation ist au
den Figuren *L*, *M* und *N* der Arbeit von MORGAN zu ersehen. Die Ex
perimente haben ergeben, daß nach dem Schlusse der Wunde beider
seits von dieser jetzt verengten Stelle des Stammes sich Hydrante
gebildet haben. MORGAN schreibt: »The main interest attached to thi
results is that, although the material is continous betwee
the two parts, nevertheless two hydranths develop.«

Ich habe auf diese Tatsache schon früher (02) aufmerksam ge
macht auf Grund meiner mit etwas verschiedener Methode ausge
führten Experimente, als ich geschrieben habe: »The developme
of the hydranth in the center of the stem is, I think, not witho
importance. It is a proof that the process of formation of the hy
dranth can take place while the continuity of the stem is not broken.

Einen Anhang zu diesem Kapitel bilden gewissermaßen die Be
obachtungen, welche ich über die Lokalisation der Hydrantenanlage
bei teilweise längsgespaltenen Stämmen von *Tubularia* gemacht hab
Wurde ein Stamm längsgespalten und ließ man die beiden Tei
hälften nebeneinander, so verwuchsen sie bald wieder so, daß de
Stamm als ein einheitliches Ganzes weiter bei der Regeneration fu
gierte. Um diese einfachste Art der Regulation auszuschließe
habe ich zwischen die zwei durch Längsspaltung erhaltenen Tei
hälften einen dicken Faden gelegt, welcher das Zusammenwachse

Wundränder unmöglich machte. In diesem Falle wurde in den
den Halbrinnen die Darmhöhle nach einem der oben beschriebe-
Typen hergestellt, und später begann die Hydrantenregeneration.
den teilweise gespaltenen Stammstücken bilden sich
Hydrantenanlagen fast in allen Fällen zuerst an der
'urcationsstelle. Der neugebildete Hydrant wird nachher ent-
ler zwischen den zwei Armen herausgeschoben, wobei natürlich
Perisark hier zerrissen werden muß, oder er schiebt sich in den
iteren Arm hinein, zerreißt hier das Perisark und gelangt nach
ßen. Unabhängig davon können auch in den beiden Armen die
dranten entstehen. Sie bilden sich entweder terminal oder in der
te des Armes. Ihre Lokalisation stimmt vollkommen damit über-
was wir über die Hydrantenbildung in gänzlich längsgespaltenen
mmstücken angegeben haben. BICKFORD war die erste, welche
che teilweise durchgeführten Längsspaltungen unternahm. An
en Abbildungen sehen wir in den Armen Reihen von kleinen Hy-
nten, deren Öffnungen nicht in einer Richtung, sondern oft gegen-
ander orientiert sind.

D. Der histologische Prozeß der Hydrantenbildung.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über Lokalisation der
drantenanlagen möchte ich jetzt zur Darstellung der histologischen
gänge bei der Hydrantenbildung übergehen. Die Regeneration
Hydranten nach der Längsspaltung des Stammes verläuft in den
uptpunkten in analoger Weise, wie die Regeneration an quer durch-
chnittenen Stämmen. Die Abweichungen lassen sich nur in wenigen
nkten feststellen, besonders sind sie unbedeutend, wenn die Re-
eration am Ende des längsgespaltenen Stammstückes stattfindet.
der Arbeit von ELIZ. BICKFORD ist bekannt, daß die Hydranten-
lung nicht durch regenerative Sprossung von der Wundfläche,
dern durch Transformation eines peripheren der Wundfläche an-
nzenden Stammteils geschieht. Der ganze Polyp bildet sich im
ern des Perisarks und wird durch Streckung des hinter ihm ge-
enen Cönosarkabschnittes herausbefördert. DRIESCH hat die Befunde
BICKFORD noch durch die Angabe erweitert, daß die Tentakel des
en Hydranten nicht etwa ausgestülpt, sondern als Längswülste ange-
t und dann der Länge nach vom Mutterboden abgeschnürt werden.
STEVENS (01) hat wieder die Regenerationsprozesse bei *Tubu-
ia* histologisch studiert. Sie hat karyokinetische Figuren in den
len der Polypenanlagen gefunden, so daß ihrer Angabe nach die

Zellteilung einen wichtigen Faktor beim Gewebezuwachs abgeben soll. Auf zahlreichen Präparaten, die ich aus Material von *Tubularia* sowohl von längsgespaltenen, wie querdurchschnittenen Stammstücken gemacht habe, habe ich keine karyokinetischen Figuren in den Polypenanlagen feststellen können. In mehreren Fällen konnte ich mit aller Sicherheit feststellen, daß die Kerne der gesamten Zellen auch im Reparationsareal im Ruhestadium waren. Damit ist allerdings die Behauptung von Stevens, daß Mitosen bei der Hydrantenbildung vorkommen können, nicht widerlegt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Art der Neubildung auch von der Jahreszeit abhängig ist. Auf Grund meiner Präparate jedoch, in welchen ich alle Zellkerne der ganzen Hydrantenanlage im Ruhestadium getroffen habe, glaube ich zum Schlusse berechtigt zu sein, daß die Ausbildung des Hydranten ohne Kernteilung zustande kommen kann.

Das Aussehen der Zellelemente im Reparationsareal verändert sich in der Zeit als der Hydrant angelegt wird. Die Elemente nehmen etwas an Volumen zu. Die Zellterritorien sind scharf zu unterscheiden, während sie in andern Gebieten des Stammes durch die enorme Anzahl der Plasma- und Pigmentkörnchen oft verdeckt sind. Die Zellen sind hier immer zylindrisch. Der Zusammenhang mit dem Perisark wird im Reparationsareal immer lockerer. Der ganze Prozeß der Tentakelbildung verläuft nach der Längsspaltung in analoger Weise, wie es Stevens bei querdurchschnittenen Stücken beschrieben hat. Ich muß hier nur hervorheben, daß die ersten Längswülste, welche dann vom Cönosarkrohr sich abschnüren, nicht an der neugebildeten Membran, durch welche die Rinne nach der Längsspaltung geschlossen wurde, erscheinen, sondern an der alten, dem alten Perisark zugekehrten Hälfte auftreten (Fig. 9). In weiteren Entwicklungsstadien sieht man an der Schlußmembran die Tentakel kaum erst als leichte Ausstülpungen angedeutet, während an der entgegengesetzten Seite die Längswülste schon vollkommen abgeschnürt sind. Die Tentakel können auch doppelt angelegt werden. Es kommt nämlich vor, daß zwei entodermale Längswülste von einer gemeinsamen Ektodermschicht umgeben sind. In späteren Stadien bilden diese Entodermwülste zwei Entodermzylinder, welche mit Ektoderm bedeckt sind (vgl. Fig. 11, wo bei *d. T* eine doppelte entodermale Anlage von einer gemeinsamen ektodermalen Schicht umgeben ist). Oft spaltet sich ein solcher Tentakel mit doppelter Entodermanlage seiner Länge nach erst nach Hervortreten des Hydranten,

so daß zwei isolierte Tentakel resultieren. Diese Längsspaltung kann auch oft nicht der ganzen Länge nach zustande kommen. In solchen Fällen kommen dichotomisch geteilte Tentakel zum Vorschein. Die Längsspaltung erfolgt erst spät; daraus erklärt sich auch die Tatsache, daß bei definitiv ausgebildeten Hydranten die Zahl der Tentakel oft noch zunimmt.

Die Zahl der Tentakel bei den Hydranten, welche nach Längsspaltung des *Tubularia*-Stammes gebildet wurden, wurde in drei Publikationen von Driesch diskutiert.

Driesch[1]) hat zuerst (1897) behauptet: »Die von Spaltstammenden produzierten Köpfe können also dieselbe Tentakelzahl besitzen, wie sie den vom ganzen Stamm produzierten Hydranten zukommt, besitzen sie weniger, so doch weit mehr, als die Hälfte.« Diese Tatsache sollte nach Driesch[2]) (99) »auf die Äquipotentialität der Elemente im Umfange der Achse hinweisen«. In seiner dritten Arbeit[3]) (01) ist Driesch nach wiederholter Prüfung dieser Resultate zu andern Ergebnisse gekommen. Er gibt namentlich an: »dieselbe Tentakelzahl wie vom Einheitsstücke, wird nie von dem Spalthydranten gebildet. Aber die Summe der Tentakel der Spaltpolypen ist stets größer, als die Anzahl der Tentakel der Einheitsbildung«. Auf Grund weiterer theoretischer Erörterungen kommt Driesch zum Schlusse, daß die Anlagen der Tentakel »in der Art ihrer Verteilung, sowie hinsichtlich ihrer absoluten Zahl cet. par. durch die absolute Größe dieser Fläche (Fläche der geschlossenen Halbzylinder) bestimmt sein möchten«. Bei meinen Experimenten habe ich oftmals Gelegenheit gehabt, die Zählung der Tentakel der Spalthydranten durchzuführen. Die Zahl der Tentakel bei der Einheitsbildung war in den von mir untersuchten Exemplaren 19—24; die Zahl der Tentakel der Spaltpolypen 22, 11, 13, 17, 15, 14, 15, 12, 9, 8, 11, 9, 22 usw. Weiter habe ich bemerkt, daß wenn nach der ersten Autotomie ein zweiter Hydrant gebildet wird, immer die Zahl der Tentakel in diesem zweiten Polypen herabgesetzt ist. Sie war bei der Mehrzahl der Fälle um $^1/_3$ kleiner, als bei der vorigen Bildung. In den oben angeführten Ziffern, welche sich auf die Anzahl der Tentakel in den Spaltpolypen beziehen, sind große Schwankungen wahrnehmbar. Es kommen Hydranten vor, welche bezüglich der Anzahl der Tentakel beinahe den Einheitsgebilden entsprechen, andre Polypen haben nicht einmal die Hälfte der normalen

[1]) Driesch, Arch. f. Entw.-Mech. 1897. Bd. V. S. 391.

[2]) Driesch, Arch. f. Entw.-Mech. 1899. Bd. VIII. S. 81.

[3]) Driesch, Arch. f. Entw.-Mech. 1901. Bd. XI. S. 199—206.

Tentakelanzahl. Nach den Angaben von DRIESCH wäre dies auf die Größe der Flächen der geschlossenen Halbzylinder zurückzuführen[1].

Mir scheint diese Annahme nicht zutreffend zu sein. Die Tentakelzahl ist meiner Ansicht nach nicht von der Größe der Fläche des ganzen Stammes, sondern von der Größe des Umfangs des Reparationsareals abhängig. Ich habe namentlich beobachtet, daß je kleiner der Umfang des Cönosarks in dem Reparationsareal, desto geringer auch die Tentakelanzahl ist. Dabei muß bemerkt werden, daß, wie histologische Beobachtungen bewiesen haben, die Schlußmembran an der Tentakelbildung ebenfalls teilnimmt und also zum Umfang der bildenden Fläche mitgerechnet werden muß.

Wie ich im vorhergehenden nachgewiesen habe, können die aus der Längsspaltung entstandenen Halbzylinder mehr als zwei Hydranten gleichzeitig produzieren. Außer zwei terminalen Hydranten entstehen oft auch in der Mitte des kontinuierlichen Cönosarkstammes andre Hydranten. Sie entstehen gewöhnlich in der Nachbarschaft eines schmäleren Cönosarkabschnittes. Die Zahl der Tentakel ist hier immer kleiner, als bei den Hydranten, welche an den dickeren Stellen sich entwickeln. Wäre aber die Zahl der Hydranten von der Flächengröße des ganzen Halbzylinders abhängig, so wäre die Anzahl der Tentakel bei allen Hydranten, die von diesem Halbzylinder produziert werden, dieselbe. Weiter habe ich Gelegenheit gehabt, die Hydranten zu beobachten, welche an den selten vorkommenden Seitenästen des Hauptstammes sich entwickeln. Diese Seitenäste sind immer sehr dünn, die Zahl der Tentakel ist an den an ihnen sich entwickelnden Hydranten sehr klein. Ich habe in solchen Fällen Hydranten von sechs, fünf, sogar drei Tentakel gesehen. Wenn man weiter berücksichtigt, daß die Anzahl der Tentakel in den Hydranten, welche nach der Autotomie sich entwickeln, herabgesetzt ist, glaube ich berechtigt zu sein, zwei Faktoren für die Zahl der Tentakel bei den Hydranten, welche vom *Tubularia*-Stamm regeneriert werden, als maßgebend zu erachten:

1) Den Umfang des Reparationsareals: je breiter der Umfang, desto größer ist die Hydrantenzahl. 2) Die Intensität der Regenerationsfähigkeit des betreffenden Stammes. Je länger die Regenerationsarbeit dauert, desto mehr nimmt die Regenerationsfähigkeit ab. Deswegen weisen an denselben Stellen die zweiten Hydranten eine kleinere Tentakelzahl auf, als die ersten Bildungen.

---

[1] Die Annahme von DRIESCH stand im Zusammenhang mit der von ihm damals vertretenen Anschauung über die wichtige Rolle, welche der »rote Stoff« als »Mittel zur Tentakelbildung« spielt.

Auf die Regeneration der längsgespaltenen Stammstücke ließe sich also dasselbe anwenden, was MORGAN (03) auf Grund der Befunde an sehr kurzen, quer geschnittenen Stammstücken feststellt: »the diameter of the piece is the most important factor in determining the number of the new tentacles«.

Ich habe im vorhergehenden darauf hingewiesen, daß während der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle oder unmittelbar vor dem Prozesse der Hydrantenbildung, resp. während der Hydrantenbildung die Kontinuität des Cönosarks oft an mehreren Stellen unterbrochen wird. Dabei entstehen oft ganz kurze Cönosarkabschnitte. Diese kurzen Cönosarkabschnitte können sich in kleine, etwas modifizierte Hydranten transformieren. Das ganze verfügbare Cönosarkmaterial wird für die Bildung solcher Hydranten aufgebraucht. Darauf hat DRIESCH (97) zuerst hingewiesen. Die äußere Gestalt dieser Gebilde ist aus MORGANS Angaben bekannt. Ich habe die Entstehung dieser Gebilde histologisch untersucht. Fig. 10—12 stellen die Querschnitte verschiedener Entwicklungsstadien dieser Gebilde dar. Aus diesen Bildern ist eine vollkommene Analogie mit der oben von mir beschriebenen Art und Weise der Hydrantenbildung zu ersehen und ich halte für vollkommen berechtigt, diese Gebilde als eine Reduktionsform von Hydranten zu betrachten. Reicht das Material dazu aus, so bildet sich aus der Darmhöhle der Cönosarkabschnitte eine oder mehrere seitliche Ausstülpungen, und am Ende jeder solcher seitlichen Ausstülpung entsteht ein Tentakelkranz.

E. Herausbefördern der Hydranten aus dem Perisarkrohr.

Die Hydranten bilden sich, wie seit der Arbeit von BICKFORD bekannt ist, im Innern des Perisarks. Erst die definitiv ausgebildeten Polypen werden nach außen herausbefördert. Die Hydrantenanlagen, welche nach der Längsspaltung des Stammes sich entwickeln, entstehen ebenfalls in dem Perisarkrohr. Dieses Perisark besteht hier aus dem alten und dem von der Schlußmembran ausgeschiedenen Perisark. Im Innern dieses einheitlichen Perisarkrohres sieht man das Cönosark in einzelnen Abschnitten, welche voneinander getrennt sind. Die Hydranten, welche von diesen Cönosarkabschnitten produziert werden, müssen aus dem Perisark nach außen herausbefördert werden. Ist der Hydrant schon vollkommen ausgebildet, so verlängert sich der unmittelbar vor ihm gelegene Cönosarkabschnitt; er löst sich

vollkommen vom Perisark ab und übt einen Druck mit dem Hydranten auf das Perisark aus und zwar immer an der Seite, wo das Perisark dünner ist (an der Seite der Schlußmembran). In dem Perisark entsteht dadurch eine längliche Spalte, in welche sich der Polyp hineindrängt. Durch die verhältnismäßig schmale Spalte schieben sich die Hydrantententakel einer nach dem andern hindurch, bis der ganze Hydrant nach außen gelangt. In andern Fällen verlängert sich das vor dem Hydranten gelegene Stammstück so beträchtlich, daß es sich knieförmig biegt. Mit diesem Knie wird das Perisark lokal zerrissen. Zuerst tritt das gebogene Stammstück nach außen und ihm folgt auch der Hydrant. Ich wollte mich weiter überzeugen, auf welche Weise das vor dem Hydranten gelegene Stammstück sich verlängert. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß hier keine Zellteilungen vorkommen. Der ganze Prozeß beruht also auf der Umordnung und Abplattung der Zellelemente.

Berücksichtigt man die verhältnismäßig große Zahl derselben, so ist es verständlich, daß auf diesem Wege eine sogar beträchtliche Verlängerung des Stammes stattfinden kann. Ist der Hydrant vollkommen nach außen herausgekommen, so verlängert sich sein Stiel und der Hydrant hebt sich über das Niveau immer mehr empor. Die Verlängerung des Stieles kommt dadurch zustande, daß sich das Cönosark langsam vom alten Perisark trennt und abhebt, was von den Autoren als Beweis des negativen Stereotropismus betrachtet wird. Der Stiel scheidet inzwischen neues Perisark aus.

IV. Regulationsvorgänge nach der Längsspaltung des Tubulariastammes samt der Hydrantenanlage.

Die im vorhergehenden geschilderten Regulationsvorgänge wurden dadurch hervorgerufen, daß von dem Stamme zuerst sein Hydrant abgeschnitten und nachher der Stamm gespalten wurde. Ich habe mir weiter die Frage gestellt, ob sich in den Regulationsvorgängen ein Unterschied herausstellen wird, wenn der Stamm samt dem Hydranten, oder der Hydrantenanlage längsgespaltet wird.

Zu diesen Experimenten wurden Stammstücke ausgewählt, welche einige Tage vorher durch einen Querschnitt ihrer Hydranten beraubt worden waren. Diese Stammstücke lagen im Meerwasser in Glasschalen und haben schon Hydrantenanlagen ausgebildet. In verschiedenen Stadien der Hydrantenregeneration wurden die Stämme

ımt den Hydrantenanlagen längsgespalten. Der Verlauf der darauflgenden Regenerationserscheinungen ist von dem Entwicklungsadium der Hydrantenanlage abhängig.

Befindet sich die Hydrantenanlage auf früherem Entwicklungsadium und ist der Zusammenhang mit dem Perisark noch nicht llkommen gelockert, so kommt es zu einer Rückbildung der Hyantenanlage. Beobachtet man diese Stadien mit einer Lupe, so llt die Verwischung der Zeichnung der Tentakelanlagen auf. Die nze Hydrantenanlage hat jetzt ein mehr homogenes Aussehen und ichnet sich durch rote Verfärbung aus. Oft zieht sich die in ickbildung begriffene Hydrantenanlage stark zusammen, so daß : eine Art von Kugel bildet, die sich bald mit Perisark umgibt.

Die histologischen Vorgänge dieser Rückbildung der Hydrantenlage können auf Schnittpräparaten der entsprechenden Stadien tersucht werden. Man sieht in der längsgespaltenen Hydrantenlage schon nach Verlauf einiger Stunden eine fast einheitliche ırnchenmasse. Die zellige Struktur ist hier beinahe vollkommen rwischt. Die ganze Masse ist nur von einer Zellenschicht umben. Später wird von dieser Zellenschicht eine Perisarkscheide sgeschieden, die Körnchenmasse wird in die Darmhöhle herüberfördert, die dieselbe umgebende Zellenschicht zieht sich zusammen d läßt eine leere Perisarkscheide über das Niveau der übrigen eroberfläche prominieren. Oft bildet sich nach einigen Tagen an rselben Stelle eine neue Hydrantenanlage aus.

War die Hydrantenanlage in der Entwicklung mehr vorgeıritten, so kommt es nicht zu einer Rückbildung der Hydrantenlage. Es ist aus der Beschreibung der Hydrantenbildung bekannt, daß späteren Entwicklungsstadien der Zusammenhang zwischen Perisark d Cönosark sich lockert. Wird die Anlage, die sich schon auf dien Entwicklungsstadium befand, mit dem Stamme gespalten, so bien sich die Wundränder ein und verwachsen sofort miteinander, daß man bald keinen Defekt an dem Hydranten wahrnimmt.

Die Betrachtung der Regulationsvorgänge, welche nach Längsaltung des Stammes samt seiner Hydrantenanlage, die in der ıtwicklung mehr vorgeschritten ist, ergibt, daß dieser Prozeß ›r sehr langsam vor sich geht. Man kann oft feststellen, daß die ırmhöhle nach 24 Stunden noch offen ist. Fig. 13 stellt einen amm dar, welcher eine in der Entwicklung vorgeschrittene Hyantenanlage besaß und samt dieser Polypenanlage längsgespalten ırde. Der Hydrant zeigt keinen Defekt mehr — die Darmhöhle

ist jedoch noch teilweise offen (bei Stellen *o.St.*), eine Zirkulation ist in ihr selbstverständlich noch nicht möglich. Der operative Eingriff scheint auf die Lebensdauer des Polypen keinen irgendwie schädlichen Einfluß auszuüben. Wie gewöhnlich in solchen Fällen, wo der Hydrant sich auf dem längsgespaltenen Stamme entwickelt, hebt er sich mit einem Stiel, den Gesetzen des negativen Stereotropismus folgend, von der Rinne des alten Perisarks ab — und bleibt einige Tage auf seinem Stiel sitzen, bis er durch Autotomie beseitigt wird.

Die Experimente, welche in diesem Kapitel beschrieben wurden, weisen zunächst auf den Einfluß, welchen der Zusammenhang zwischen Perisark und Cönosark auf die Regulationsvorgänge nach der Längsspaltung des Stammes ausübt, hin. Wäre dieser Zusammenhang nicht so innig, wie er in der Tat ist, so könnten sich nach der Längsspaltung des Stammes die Cönosarkwundränder gegenseitig nähern und verwachsen, wie es bei der Längsspaltung der Hydrantenanlage geschieht, oder wie es bei *Pennaria* immer vorkommt. Interessant ist weiter die Verzögerung der Schließung der Darmhöhle, welche zu beobachten war, wenn der Hydrant in der Entwicklung weiter vorgeschritten war. Diese Beobachtung scheint mir deutlich auf die Bedeutung der Zirkulation für die Hydrantenbildung hinzuweisen. In den Fällen, wo der Hydrant noch nicht ausgebildet war, konnten wir immer die Tendenz feststellen, den Strömungskanal sobald als möglich herzustellen. Ist der Hydrant aber vorhanden, so kann die Schließung der Darmhöhle längere Zeit ausbleiben.

V. Über morphogene Elementarvorgänge bei der Hydrantenregeneration und Beendigung der successiven Regenerationsprozesse.

Betrachtet man die Neubildung der Hydranten bei Regeneration des *Tubularia*-Stammes, so drängt sich vor allem die Frage auf, woher das Material für diese Neubildung stammt? Ich habe im vorhergehenden darauf hingewiesen, daß in dem von mir untersuchten Material die Neubildung durch Proliferation neuer Elemente ausgeschlossen ist. Ich habe stets alle Zellkerne innerhalb des Reparationsareals im Ruhestadium getroffen, wodurch der positive Beweis geliefert wurde, daß hier keine Zellvermehrung stattfindet. Daß die Regeneration ohne Zellvermehrung verlaufen kann, hat schon W. Roux (93) erwähnt: »Es gibt also eine Regeneration durch ausschließliche

ler überwiegende Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen ohne
ler mit nur geringer Proliferation bei der Regeneration.« Ich und
ast (03) haben neuerlich die Regulationsvorgänge bei *Pennaria* ge-
hildert, in welchem ebenfalls keine Proliferation der Zellen bei der
egeneration beobachtet wurde. Wir haben dort auf die einschlägige
teratur hingewiesen, weswegen ich auf genauere diesbezügliche
teraturangaben verzichten kann[1]. Die morphogenen Elemen-
rvorgänge, welche sich bei der Hydrantenregeneration
i *Tubularia* abspielen, beruhen auf aktiver Gestaltsver-
derung der Zellelemente (vgl. Terminologie Heider und Kor-
helt S. 219). Zu diesem Schlusse kommt man bei Betrachtung
d Vergleichung der Gestalt der Zellen von verschiedenen Regionen
s *Tubularia*-Stammes und von verschiedenen Stadien der successiven
egenerationsvorgänge. Dieselben Elemente verändern ihre Gestalt
sie nehmen an der ganzen Stammlänge mit Ausnahme des Repa-
tionsareals eine immer mehr abgeplattete Form an, aus hochzylin-
ischen werden sie niedrig und breit, nehmen dabei aber auch an
lumen ab.

Wenn sich die Zellen auf der ganzen Stammeslänge mit Aus-
hme der Reparationsareale abplatten und natürlich an Breite zu-
hmen, die Perisarkröhre aber ihre Dimensionen beibehält, so müssen
durch die Zellelemente des Reparationsareals komprimiert werden.
ıs spricht sich auch in ihrer Gestalt aus. Vergleicht man die
estalt der Zellen von dem Reparationsareal (Fig. 14) mit den Ele-
enten des weiter gelegenen Stammabschnittes (Fig. 15), so fällt es
eich auf, daß die Zellen des Reparationsareals mehr hochzylin-
isch und voluminöser sind, die Elemente des Stammes niedrig, platt
d nicht so reich an Protoplasma. Den Grund dazu sehe ich in
r aktiven Abplattung und Ausscheidung der Plasmakörnchen in
n Zellen, welche außerhalb des Reparationsareals liegen. Die
llen des Regenerationsareals dagegen werden höher und nehmen
Volumen zu. Ich glaube dies damit erklären zu können, daß
ese Elemente einerseits komprimiert werden, andrerseits aber auch
ahrscheinlich die in den zirkulierenden Körnchen sich befindenden
nährenden Stoffe assimilieren.

Wenn wir nach diesen Erörterungen uns noch einmal die Frage
fwerfen, woher das Material zur Bildung der Hydrantenanlage
ammt, so glaube ich die Frage dahin beantworten zu können, daß

[1] Die wichtigsten Angaben finden sich in Loebs Arbeit über Transformation.

dieses Material durch aktive Verlagerung der das Perisark auskleidenden Zellelemente gewonnen wird. Die Zunahme an Volumen ist wahrscheinlich mit Absorption der in der Darmhöhle zirkulierenden Stoffe zu erklären.

Weitere Abplattung erfahren die Zellen bei dem Herausbefördern des Hydranten. Durch diese Abplattung namentlich wird die Verlängerung des unmittelbar vor dem Hydranten gelegenen Stammes herbeigeführt, wodurch der Hydrant nach außen gelangt. —

Die Art und Weise, auf welche die Hydrantenregeneration zustande kommt, bedingt auch meiner Ansicht nach die Beendigung, Erschöpfung der successiven Regenerationsvorgänge. Beobachtet man die Schnittpräparate, welche von den *Tubularia*-Stämmen verfertigt werden, welche noch nicht, oder nur einmal die Hydranten regeneriert haben, mit den Präparaten von den Stämmen, die drei- oder viermal die Hydranten produziert haben, — so fällt gleich ein großer Unterschied in dem Aussehen, in dem Volumen und der Zahl der Elemente auf.

In den Stämmen, an welchen die Regeneration erst begonnen hat, sind die Zellen zylindrisch, voluminös und die Anzahl derselben ist bedeutend größer, als bei den Exemplaren, welche schon einige Hydranten produziert haben. Bei jeder Regeneration wird eine Anzahl von Zellen für die Ausbildung des Hydranten und seines Stiels verbraucht. Die Länge des Perisarkrohres nimmt jedoch nicht nur nicht ab, sondern vergrößert sich im Gegenteil, da auch der Stiel des Hydranten hier hinzugerechnet werden muß. Die Notwendigkeit der Auskleidung des so verlängerten Perisarkrohres mit kleinerer Zahl der Elemente hat zur Folge, daß je länger die Regenerationstätigkeit dauert, desto mehr die Zellen abgeplattet werden. Es muß endlich ein Minimum der unbedingt notwendigen Elementenanzahl und der gesamten Plasmamasse erreicht werden, welches keine weitere Abplattung mehr zuläßt. Stammstücke, welche vier Hydranten nacheinander ausgebildet und bei jeder Regeneration an Länge etwas zugenommen haben, zeichnen sich durch so platte und dünne Zellelemente aus, daß eine weitere Abplattung und weitere Produktion der Zirkulationskörnchen ausgeschlossen ist. Jetzt ziehen sich die Zellen zusammen, so daß sich das Lumen der Darmhöhle verengt. Dabei werden von den Cönosarkzellen immer neue Perisarkschichten ausgeschieden. Fig. 16 stellt den Querschnitt eines Stammes dar, welcher mehrmals Hydranten produzierte. Die Zellen sind schon hauptsächlich degeneriert,

as Lumen der gewesenen Darmhöhle beträchtlich verengt, das Periark in zahlreichen Schichten, welche bei Verengerung des Lumens usgeschieden waren, geordnet. **Was ist also die Ursache der Beendigung der successiven Regenerationsvorgänge?** Meiner nsicht nach ist es **in erster Reihe die Reduktion der Elementenzahl**, da ein großer Teil zur Bildung der Hydranten verraucht worden ist, **ferner der Umstand, daß die übrig geliebenen Elemente ihr Minimum an Plasmamasse erreicht aben.**

Ich habe Fälle beobachtet, wo die Anzahl der Zellen noch zur usbildung der Hydrantenanlage genügte, jedoch zu klein und zu chwach war, um den Hydranten durch weitere Abplattung der Elemente herauszubefördern. Für manche Fälle kann vielleicht der Viderstand des Perisarks, welches inzwischen durch Apposition beeutend in die Dicke gewachsen ist, dafür verantwortlich gemacht verden. Es kommt jedoch auch vor, daß der Hydrant das Perisark erreißt, aber nur teilweise herausbefördert wird, so daß nur zwei der drei Tentakel nach außen hervorsehen, der übrige Teil aber n der Perisarkröhre bleibt. Nach alledem kann man sagen, daß uch **der Prozeß des Herausbeförderns des Hydranten auf ktiver Gestaltveränderung der Zellen beruht.**

I. Regulation nach der künstlichen Einstülpung eines Cönosarkteils in ie Darmhöhle des nächstgelegenen Abschnittes. Künstliche Verlagerungen des Cönosarks in fremdes Perisarkrohr.

Die Beobachtung, daß bei den Regenerationsprozessen Verlageungen der Cönosarkzellen stattfinden, haben mich auf den Gedanken geführt, künstliche Umlagerungen vom Cönosark hervorzurufen und ie nachfolgenden Regulationsvorgänge zu prüfen. Diese Experimente önnen auf zweifache Weise angestellt werden. Man kann namentich das Cönosark in einen leeren Perisarkabschnitt verlagern, oder s in die Darmhöhle des weitergelegenen Abschnittes herüberbefördern. Die Methode, der ich mich bedient habe, war folgende: Ein Stammstück von etwa 40 mm Länge wurde auf einen Objektträger ingelegt und mit einem Glasstäbchen wie mit einer Walze gepreßt. ndem ich einen Druck auf die Walze ausübte, habe ich sie vom boralen Ende oralwärts verschoben, wodurch das Cönosark aus dem plattgedrückten Abschnitt in die Darmhöhle des oralwärts liegenden Stammstücks hineingepreßt wurde. Stellen wir uns jetzt vor, daß

durch ähnliche Behandlung (mit Hilfe der Walze) von der oralen Stammstückhälfte das Cönosark vorher nach außen ausgepreßt worden war — so ist es jetzt leicht, das Cönosark der aboralen Hälfte in ein leeres Perisarkrohr der oralen Stammhälfte zu verlagern.

Ich habe mir zuerst die Frage gestellt, ob unter diesen Bedingungen die Regeneration noch stattfinden kann, und ob die durch diesen Eingriff gesetzte Störung des »vorher bestandenen Zustandes« — »kompensiert und so der normale Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn wieder herbeigeführt wird«[1]. — Leider war das zur histologischen Untersuchung konservierte Material nicht in allen Exemplaren brauchbar, deswegen kann dieser Teil nur in einigen Punkten skizziert werden; die näheren histologischen Untersuchungen behalte ich mir für eine bei nächster Gelegenheit auszuführende Versuchsreihe vor.

Zuerst will ich die Resultate der Experimente beschreiben, bei welchen das Cönosark in die Darmhöhle des nachfolgenden Stammstücks hineingeführt wurde. Bei der Betrachtung des Stammes unter dem Mikroskop kann man leicht feststellen, daß die Anordnung der Zellelemente vollkommen verändert wird. Das Perisarkrohr enthält jetzt bedeutend mehr Cönosarkelemente, als vorher. Nach einiger Zeit schließt sich das Cönosark beiderseits und am zweiten Tage nach der Operation beginnt die Zirkulation der Körnchen. Die ganze Zirkulation scheint hier bedeutend langsamer zu sein, als unter gewöhnlichen Verhältnissen. Oft kann man eine rote Verfärbung des Tieres beobachten, ein Beweis, daß die Quantität des roten Pigments zugenommen hat.

Ich habe mir zunächst die Frage gestellt, auf welche Weise die Einstülpung des Cönosarks in die Darmhöhle des nächstgelegenen Abschnittes geschieht. Ein Blick auf Fig. 17 zeigt, daß das Cönosark, welches aus einem Abschnitte ausgepreßt wurde, durch den oben beschriebenen Eingriff wie ein Handschuhfinger umgekrempelt wird. In der Darmhöhle des untersuchten Abschnittes liegt jetzt das umgekrempelte, hineingepreßte Cönosark (Fig. 17). Die innere entodermale (*en*) Zellschicht dieses Gewebes, welche jetzt nach außen verlagert wurde, begrenzt von außen den hineingepreßten Cönosarkteil. Außer dieser hineingepreßten Zellenmasse muß hier noch das Cönosark des untersuchten Stammstücks berücksichtigt werden, welches

---

[1]) Driesch, Organische Regulationen: Definition des Begriffs »Regulation«. S. 92.

e eigentliche Wand seiner Darmhöhle bildet (Fig. 17 *St. Coe*). Ihre
ellen haben durch Hineinpressen fremder Elemente ebenfalls eine
örung erfahren. Der Zusammenhang mit dem Perisark ist in
anchen Fällen beibehalten; ist er aber aufgehoben, so daß das
önosark, welches früher dem Perisark dicht anlag, jetzt durch eine
oalte von ihm getrennt ist, so kann doch im weiteren Verlaufe des
egulationsprozesses auch diese Störung ausgeglichen werden. In
n entodermalen Elementen, besonders in den entodermalen Zellen
s hineingepreßten Cönosarks, erscheinen massenhaft die plasma-
chen und Pigmentkörnchen. Meine Präparate aus späteren Re-
lationsstadien gestatten mir einstweilen keine ganz sicheren
hlüsse. Nach dem jedoch, was ich am lebenden Material gesehen
be, scheint es mir am wahrscheinlichsten zu sein, daß alle in den
ıtodermzellen produzierten Gebilde in die Darmhöhle gelangen und
der Zirkulation teilnehmen. Die hineingepreßten Zellen zer-
llen größtenteils und die Zerfallsprodukte werden wahrscheinlich
n den Elementen des Wandcönosarks als Nährmaterial resorbiert.
ı dieser Vermutung berechtigt die bedeutend gesteigerte Regene-
tionsfähigkeit solcher Stammstücke. Nur in wenigen von mir be-
achteten Fällen hat keine Hydrantenregeneration stattgefunden.
ewöhnlich ist nach einigen Tagen die Hydrantenanlage wahrnehm-
ır und bald wird der wie gewöhnlich im Perisark ausgebildete
olyp nach außen herausbefördert. Die Zeit, in welcher der Hydrant
erausgeschoben wird, ist nicht konstant. Beispielsweise führe ich
er einige Ziffern vor, welche in Stunden die Zeit ausdrücken,
elche von dem Augenblick der Operation bis zum Hervortreten des
olypen verflossen ist: 92, 162, 162, 53, 144, 120, 97, 90, 89, 163,
2, 120, 77, 92, 95, 92 usw., Mittel 109. Vergleicht man die oben
ngeführte Zeit mit derjenigen, welche unter gewöhnlichen Verhält-
ssen verfließt, bis der Hydrant nach außen gelangt, so fällt es gleich
ıf, daß hier in der Mehrzahl der Fälle diese Zeit länger ist. Wie
ßt sich dies erklären? Wir werden gleich sehen, daß durch die
oen beschriebene Operation weitgehende Störungen in der Anordnung
er Elemente herbeigeführt werden. Bevor die Anlage des Hydranten
ebildet wird, muß eine entsprechende Umordnung in den Elementen
ıstande kommen, was natürlich auch einige Zeit in Anspruch
mmt. Der ganze Prozeß des Herausschlüpfens des Hydranten
auert gleichfalls länger. Ich habe Fälle beobachtet, wo dieser Vor-
ng beinahe 48 Stunden dauerte. Das ist wahrscheinlich auf das
rößere Volumen des neugebildeten Hydranten zurückzuführen.

Die Hydranten, welche bei der Regeneration unter diesen Verhältnissen entstehen, zeichnen sich in der Mehrzahl der Fälle durch eine bedeutend vermehrte Zahl der zur Reproduktion dienenden Teile (Gonophoren) aus. DRIESCH war der erste, welcher hervorgehoben hat, daß die durch Regeneration entstandenen *Tubularia*-Hydranten auch Gonophoren besitzen können. Bei den gewöhnlichen Regenerationsprozessen werden oft auch Polypen gebildet, die keine Reproduktionsorgane besitzen. Wurde in die Darmhöhle das Cönosark des anliegenden Stammstücks hineingepreßt, so war an dem regenerierten Hydrant oft die Zahl der Gonophoren so enorm groß, daß der ganze Polyp dadurch viel umfangreicher war und nur mit größter Schwierigkeit aus dem Perisarkrohr nach außen gelangen konnte. Außer durch Vermehrung der Gonophoren zeichnete sich der Regenerationsprozeß nach solcher Behandlung des Tieres gewöhnlich noch durch andre gesteigerte Regenerationsleistungen aus. Die Stiele, resp. die neugebildeten Stämme waren gewöhnlich länger, als in den Fällen, wo das regenerierende Tier nur auf das in eignen Geweben enthaltene Material angewiesen war. In einem Falle habe ich festgestellt, daß von einem 6 mm langen Stammabschnitte, in welchen das Cönosark von einem ebenso langen, andern Abschnitte hineingeführt wurde, eine Stammesverlängerung bis zu 19 mm erfolgte. Auch in andern Fällen war das Längenwachstum der Stammstücke, wenn auch nicht so kenntlich ausgeprägt, so doch größer, als unter gewöhnlichen Verhältnissen. Bei stärkerem Wachstum des Stammes haben sich oft die Seitenäste des Stammes ausgebildet, auf welchen ebenfalls oft die Hydranten entstanden. Deswegen konnte man in manchen Fällen feststellen, daß die Polypenzahl, welche von diesem Stamme produziert wurde, größer war, als derselbe Stamm in gewöhnlichen Verhältnissen produzieren könnte. Ich glaube annehmen zu können, daß die Zerfallsprodukte der hineingeführten Cönosarkzellen von dem Cönosark des Stammstücks resorbiert und assimiliert werden. Die Proliferation neuer Stammteile, welche in gewöhnlichen Verhältnissen die Abnahme der Zellen an Volumen zur Folge hat und dadurch die Regenerationsfähigkeit herabsetzt, ruft hier einstweilen keinen solchen Effekt hervor. Hier kann namentlich der Verbrauch an plasmatischem Material durch Assimilationsprozesse kompensiert werden, wodurch die Zellen längere Zeit regenerationsfähig sind.

In der andern Serie der Experimente, die zu derselben Kategorie gehören, wurde mit der Glaswalze aus der einen Hälfte des

Stammstücks das Cönosark ausgepreßt und das Cönosark der andern Hälfte in das leere Perisarkrohr herübergepreßt. Fig. 18 stellt das Bild dar, welches die Anordnung und das morphologische Aussehen der Zellen eine Viertelstunde nach der Operation wiedergibt. Von einem regelmäßigen Umkrempeln des Cönosarks, wie es in dem vorhin beschriebenen Experimente zu sehen war, kann man hier eigentlich nicht reden. Hier liegen alle Zellen durcheinander (Fig. 18). Sie haben in diesem Stadium keinen Zusammenhang mit dem Perisark. An der innern Perisarkfläche sind Stellen wahrnehmbar, welche ganz frei vom Cönosark sind. Die Zellen sind gruppenweise im Innern des Perisarkrohres angeordnet. Die ento- und ektodermalen Elemente sind leicht zu unterscheiden, da die Entodermzellen in großen Mengen kleine plasmatische Körnchen enthalten. An manchen Elementen sind deutliche Kennzeichen der Degeneration wahrnehmbar. Wie groß die Regulationsfähigkeit bei *Tubularia* ist, beweist die Tatsache, daß trotz all dieser Störungen die in leeres Perisark eingepreßte in ihrer Anordnung vollkommen umgeworfene Zellenmasse doch dazu gelangt, einen ganz normalen Hydranten zu reproduzieren. Leider war ich nicht in der Lage, die aufeinander folgenden Stadien der Regulationsvorgänge histologisch zu verfolgen, ich hoffe aber zu diesem Thema noch zurückzukehren. Es wäre namentlich lohnend festzustellen, ob die entodermalen und ektodermalen Elemente alle auf ihre Stelle zurückkehren, oder ob vielleicht hier eventuell auch eine Umdifferenzierung stattfinden kann. Auch in bezug auf das Problem des Zusammenhangs zwischen der prospektiven Bedeutung der Zellen und ihrer Lage scheint mir die weitere Untersuchung auf diesem Gebiete von Bedeutung zu sein.

Anschließend an diese Experimente habe ich noch eine andre Serie von Versuchen angestellt. Es ist im vorhergehenden Experimente festgestellt worden, daß das Cönosark, welches in fremdes Perisark herübergeführt worden ist, nach entsprechenden Regulationen Polypen regenerieren kann. Es ist weiter bekannt, daß das Cönosark, welches aus dem Perisark nach außen ausgepreßt wurde, zu keiner Regenerationsleistung fähig ist. Nun habe ich das Cönosark eines Stammabschnittes in ein kapillares Glasröhrchen von derselben Länge und entsprechendem Lumen, wie die Perisarkröhrchen mittels derselben Methode, wie im vorhergehenden Experimente herübergepreßt. In dem Perisark, welches in dieses Glasröhrchen hineingepreßt wurde,

erschien in einigen Fällen die Zirkulation, es waren auch Kontraktionen und verschiedenartige Bewegungen des Cönosarkstammes sichtbar, welche das Leben der Elemente oft sogar einige Tage lang dokumentierten, in keinem Falle kam es jedoch zur Regeneration des Hydranten. Worauf das zurückzuführen ist, ist schwer zu entscheiden. Ich glaube, daß vor allem der durch die Glaswand des Röhrchens verhinderte Zutritt des Sauerstoffes hierfür verantwortlich sein dürfte.

VII. Zusammenfassung.

1) Wenn durch Unterbindung des *Tubularia*-Stammes die gegenseitige Beeinflussung der Regenerationsbezirke am oralen und aboralen Ende aufgehoben wird, so wird dadurch die zeitliche Differenz in der Regeneration des Hydranten am oralen und aboralen Ende herabgesetzt. Auch bei der Regeneration der nach der Autotomie sich entwickelnden Polypen läßt sich derselbe Einfluß der Unterbindung des Stammes feststellen. Die Erscheinungen, welche auf die gegenseitige Beeinflussung der Regenerationsbezirke hinweisen, sind für die Regenerationstheorie nicht ohne Bedeutung. Sie scheinen namentlich zu beweisen, daß die Hydrantenbildung eine Lebenserscheinung ist, welche nicht nur lokal in morphologischen Vorgängen sich kennzeichnet, sondern auch das Tier als Ganzes betrifft. Sollen die Regenerationsvorgänge an mehreren Stellen sich abspielen, so ist eine gegenseitige Beeinflussung dieser Vorgänge wahrnehmbar. Daß der Regenerationsprozeß von dem allgemeinen Zustande des Tieres abhängt und nicht nur als automatische Reaktion der Wunde auf die nächstgelegenen Elemente aufzufassen ist, ist auch daraus zu ersehen, daß die successiv nachfolgenden Regenerationen (nach dem Abschneiden oder nach der Autotomie des ersten Kopfes) die Abnahme der Intensität der Regenerationsfähigkeit erweisen.

2) Die Untersuchungen über die Momente, welche die Autotomie veranlassen, ergaben, daß: 1) der Autotomie immer die Degenerationserscheinungen an dem betreffenden Polypen vorangehen, 2) die sekundär gebildeten Hydranten, welche schwächer sind, schneller als die primären Polypen abfallen, 3) das künstliche Hervorrufen der Degenerationserscheinungen an Polypen die Autotomie derselben beschleunigt. Daraus geht hervor, daß die Autotomie als Reaktion von seiten des übrigen Teils des Organismus auf die Änderung des normalen Zustandes der Nachbarschaft (die Degeneration im Hydranten) zu betrachten ist.

3) Die Regulationserscheinungen, welche nach der Längsspaltung des *Tubularia*-Stammes sich abspielen, beginnen mit der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle. Dieselbe kommt entweder durch Bildung einer Schlußmembran (Typus I Fig. 1—4, Typus II Fig. 5, 6) zustande oder wird als Kanal angelegt, welcher durch Degeneration einer Reihe von Entodermelementen entsteht. Diese Entodermzellen sammeln sich zuerst in mehrere Schichten, und nachdem ein Teil derselben zerfällt, wird das Lumen des Kanals gebildet (Restitution durch Destruktion). Bei dem Prozeß der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle läßt sich eine deutliche Tendenz wahrnehmen, einen Kanal für die Zirkulation der Körnchen sobald als möglich zu schaffen. Kann eine definitive Darmhöhle nicht gleich geschaffen werden, so entsteht ein provisorischer Kanal, in welchem die Zirkulation der Körnchen so lange stattfindet, bis die definitive Darmhöhle gebildet wird (vgl. Typus I).

4) Die Körnchen, welche sich in der Zirkulationsflüssigkeit befinden und an der Zirkulation in der Darmhöhle teilnehmen, entstehen als Degenerationsprodukte der entodermalen Zellen. Die Degeneration einer Anzahl von entodermalen Zellelementen ist eine Regulationserscheinung, welche den übrig gebliebenen Zellen zugute kommt. Denn diese in der Darmhöhle zirkulierenden Körnchen können von andern Zellen assimiliert werden. In diesen Körnchen scheinen also Stoffe vorzuliegen, welche den während der formativen Prozesse erhöhten Stoffwechsel vermitteln und unterhalten.

5) Die formativen Prozesse führen zur Hydrantenbildung. Die Hydranten bilden sich an den Enden einzelner Cönosarkabschnitte. Sie können aber auch an den Stellen entstehen, wo der Cönosarkstreifen schmäler ist, jedoch noch keine Kontinuitätstrennung des Cönosarks vor dem Anfange des formativen Prozesses vorhanden war. Die Kontinuitätstrennung entsteht erst während des Prozesses der Hydrantenbildung. In diesen Fällen kann der formative Prozeß weder auf den Reiz, der von der Wunde selbst ausgeht, noch auf das Nichtvorhandensein der früheren Nachbarschaft zurückgeführt werden. Das eigentliche causale Moment der Hydrantenbildung an der Stelle, wo keine Kontinuitätstrennung vorhanden ist, läßt sich einstweilen nicht erschließen.

6) Die histologische Untersuchung der Hydrantenbildung, welche in den Hauptpunkten die Resultate der Untersuchungen von STEVENS

bestätigte, ergab jedoch, daß die Hydrantenbildung ohne Zellvermehrung zustande kommen kann. Demnach ist die Hydrantenbildung bei *Tubularia* als reiner Transformationsprozeß des Stammgewebes zum Polyp aufzufassen (Umdifferenzierung ROUXs).

7) Die im Perisark ausgebildeten Hydranten werden nach außen herausbefördert. Dieser Prozeß beruht auf Verlängerung des hinter dem Hydranten gelegenen Cönosarkabschnittes (DRIESCH). Die Verlängerung des Cönosarkstammes ist nicht auf Zellvermehrung, sondern auf die Abplattung und Verlagerung der Zellelemente zurückzuführen.

8) Die histologische Untersuchung der Reparationsvorgänge bei *Tubularia* — sowohl der Prozeß der Herstellung der geschlossenen Darmhöhle als auch der Vorgang der Hydrantenbildung und des Herausbeförderns derselben — hat bewiesen, daß die aktive Gestaltveränderung und Umordnung (Verlagerung) der Elemente als elementare morphogene Vorgänge betrachtet werden müssen. Die Feststellung dieser Tatsache erlaubt auch auf die Momente zu schließen, welche die Beendigung der successiven Regenerationsvorgänge herbeiführen. Die Reduktion der Quantität der Elemente und das Erreichen eines Minimums an Plasmamasse seitens übrig gebliebener Elemente läßt das weitere Abplatten der Zellen nicht zu. Damit ist auch die Wiederholung der successiven Regenerationsvorgänge zu Ende.

9) Nach der künstlichen Einstülpung eines Cönosarkteils in die Darmhöhle des nächstgelegenen Abschnittes wird das Cönosark des eingestülpten Gewebes umgekrempelt. Nach außen liegt jetzt das Entoderm, nach innen das Ektoderm. Trotzdem daß in der Darmhöhle des Stammes sich fremdes Gewebe befindet, kann die Regeneration des Hydranten stattfinden. Ja die Hydranten, welche in diesen Verhältnissen sich regenerieren, zeichnen sich durch größere Zahl der Gonophoren und durch längere Stiele aus. Beim Verlagern des Cönosarks in fremdes leeres Perisark wird die regelmäßige Anordnung der Zellen vernichtet. Die ekto- und entodermalen Elemente liegen durcheinander (Fig. 18). Trotzdem kommt es zu einem Regulationsprozeß, welcher die Hydrantenbildung aus diesen Zellen ermöglicht.

Literaturverzeichnis.

ckford, E. E., Notes on Regeneration and Heteromorphosis in Tubularian Hydroids. Journ. of Morph. Bd. IX. 1894.
orn, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. 1896.
riesch, H., Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrschr. Nat. Ges. Zürich. XVI. 1896.
— Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 1. Von den regulativen Wachsthums- und Differenzirungsfähigkeiten der Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. V. 1897.
— Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VIII. 1899.
— Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 2. Quantitative Regulationen bei der Reparation der Tubularia. 3. Notizen über die Auflösung und Wiederbildung des Skelets von Echinidenlarven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX. 1899.
— Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 5. Ergänzende Beobachtungen an Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI. 1901.
— Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
— Neue Antworten und neue Fragen der Entwickelungsphysiologie. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. XI. 1902.
ast, R., und Godlewski, E., Die Regulationserscheinungen bei Pennaria Cavolinii. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.
ard, A., L'Autotomie dans la série animale. Revue scientifique. 1887. pag. 629.
odlewski, E., jun., O regeneracyi tubularyi. Rozpr. Akad. Umiej. w Krakowie. 1903. Dasselbe englisch: Regeneration in Tubularia after longitudinal splitting. Prelim. communication. Bull. de l'Academ. des Sc. de Cracovie. Juillet 1902.
orschelt, E., und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Thiere. Jena 1902.
oeb, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. Würzburg 1901, 1902.
— On the Transformation and Regeneration of Organs. Americ. Journ. of Physiol. IV. 1900.
organ, T. H., Regeneration in Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI. 1901.
— Further Experiments on the Regeneration in Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1902.
— Regeneration. New York-London 1901.
— Some Factors in the Regeneration of Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.
oszkowski, Hans Driesch's Organische Regulationen. Biol. Zentralbl. 1903.
oux, W., Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. VII. Über Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Anatom. Hefte. 1893.
— Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. 1895.
tevens, N. M., Regeneration in Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.
hacher, H. F., Absorption of the Hydranth in Hydroid Polyps. Biological Bulletin. Vol. V. No. 6. 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII—IX.

Fig. 1, 2. Die Herstellung der geschlossenen Darmhöhle nach der Längsspaltung des *Tubularia*-Stammes. Typus I. Die Bildung der Schlußmembran und des Kanals der provisorischen Zirkulation. *L* Lumen des Kanals.

Fig. 3. Derselbe Typus. Verwachsung der Schlußmembran mit der entodermalen Leiste.

Fig. 4. Die Degeneration der Wände des Kanals der provisorischen Zirkulation.

Fig. 5, 6. Die Herstellung der geschlossenen Darmhöhle Typus II.

Fig. 7, 8. Derselbe Prozeß Typus III.

Fig. 9. Die Hydrantenbildung an dem längsgespaltenen Stammstück.

Fig. 10—12. Hydrantenbildung von ganz kleinen Cönosarkabschnitten des längsgespaltenen Stammes.

Fig. 13. *Tubularia*-Stamm, welcher samt Hydrantenanlage vor 24 Stunden längsgespalten wurde. Die Herstellung der geschlossenen Darmhöhle noch nicht beendigt. *o.St* Stellen, an welchen die Darmhöhle noch nicht geschlossen ist.

Fig. 14. Querschnitt des Reparationsareals eines längsgespaltenen Stammes.

Fig. 15. Querschnitt außerhalb des Reparationsareals desselben Stammes.

Fig. 16. Querschnitt des längsgespaltenen Stammes nach der Produktion mehrerer Polypen.

Fig. 17. Längsschnitt eines Stammes, in welchen vor einer Viertelstunde das Cönosark des vorangelegenen Stammabschnittes hineingestülpt wurde. *St.Coe* Cönosark des Stammes, in dessen Darmhöhle fremdes Cönosark hineingepreßt wurde. *En* Entoderm des hineingepreßten umgekrempelten Cönosarks.

Fig. 18. Das Cönosark eines Stammabschnittes in fremdes leeres Perisark eingepreßt. Das Bild des Querschnittes.

Artificial Parthenogenesis and Regular Segmentation in an Annelid (Ophelia)[1].

By

G. Bullot.

With 13 figures in text.

Eingegangen am 6. November 1903.

I.

Living larvae have been obtained through artificial partheno- nesis in Echinoderms, Annelids and Molluscs. But, while in the ious forms of Echinoderms and Molluscs which have been investi- ed, the parthenogenetic larvae come undoubtedly from eggs seg- nting regularly, in Annelids they seemed to be derived from un- mented eggs, The question has been raised in the latter case *Chaetopterus* first by J. LOEB[2]). He observed that the eggs ich produced larvae did not always segment before the appearance the cilia. Later on, F. R. LILLIE[3]), studying the same species, ted that not only the protoplasm did not segment, but that the leus also remained undivided. And as he noticed, at the same e, that the ciliated larvae had not even the same shape as the mal ones, he concluded that they were not trochophores but mere

---

[1]) Dr. H. P. JOHNSON was kind enough to examine specimens of the marine rm whose eggs were used in the present paper. He classified it in the us *Ophelia*, and thought that it was probably a new species.

[2]) J. LOEB, Experiments on Artificial Parthenogenesis in Annelids (*Chaeto- us*) and the Nature of the Process of Fertilization. Am. Journ. Physiol. l. IV. pag. 423. 1901. — J. LOEB, H. FISCHER, H. NEILSON, Weitere Versuche r künstliche Parthenogenese. Vorläufige Mittheilung. PFLÜGER's Archiv. 87. p. 504.

[3]) F. R. LILLIE, Differentiation without Cleavage in the Egg of the Annelid *aetopterus pergamentaceus*. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIV. p. 477. 1902.

»ciliated structures« remaining very far behind the real larvae i organization. For two other Annelids, *Amphitrite* and *Nerei* M. FISCHER[1]) left the question whether or not the parthenogeneti larvae are normal doubtful, although his opinion is that, in thos forms also, the larvae originate frequently from unsegmented egg the segmented eggs generally going to pieces before reaching th blastula stage. The object of the present paper is to show tha this is not true for all the annelids and that, in one of them a least, the parthenogenetic larvae develop from eggs segmenting re gularly.

II.

J. LOEB described two methods for the production of artificia parthenogenesis. The first one is to increase the osmotic pressure o the sea-water. The second is to add to the sea-water some substanc acting chemically. The first method was the only one used her Among the different substances employed to increase the osmoti pressure of the sea-water the most effective for the formation of th parthenogenetic larvae was found to be KCl. NaCl gave also positiv results but the number of swimming larvae obtained was alway much smaller than with the former salt. Cane sugar, although i seemed to influence the eggs in the beginning, did not suffice t produce swimming larvae. It may be that for this substance th right concentration and the right time of exposure have not bee determined. At first even for KCl the results were not constan This was partly attributed to the considerable changes which too place in the temperature during the day. J. LOEB[2]) and E. LYON[3] have pointed out the important rôle plaid by temperature in the ex periments on artificial parthenogenesis, principally during the tim the artificial solution is acting upon the eggs. In fact the tempera ture varied in my experiments from 11° C. early in the morning t more than 25° C. in the afternoon. As the experiments were starte

---

[1]) M. FISCHER, Further experiments on artificial parthenogenesis in Anne lids. Am. Journ. Physiol. Vol. VII. p. 301. 1902. — M. FISCHER, Artificia Parthenogenesis in Nereis. Am. Journ. Physiol. Vol. IX. 1903.

[2]) J. LOEB, Über Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künst liche Parthenogenese. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1902. p. 481.

[3]) E. LYON, Experiments in Artificial Parthenogenesis. Am. Journ. Physio Vol. 9. 1903. p. 308.

at different hours of the day, the solutions acted upon the eggs at very different temperatures. In order to avoid all the variations which might be due to changes in temperature, it was decided, once for all, to put all the dishes, during the whole course of the experiments, in a bath of running fresh water whose temperature happened to be remarkably constant. Many days it stood almost exactly at 18° C. from the morning to the evening and even during the night. On days in which the weather became cooler the temperature never fell below 17° C.; on warmer days it never rose above 20° C. Under such conditions the best mixture of KCl and sea-water was 20 c. c. $2^1/_2$ n KCl + 80 c. c. sea-water acting during two hours. More or less than 20 c. c. $2^1/_2$ n KCl acting during more or less than two hours did not give equally satisfactory results; the number of swimming larvae was less and they seemed less active.

A. Mathews [1]) and M. Fischer [2]) have shown that the eggs of *Asterias* and *Amphitrite* respectively can be caused to develop parthenogenetically through mere mechanical agitation. The simple transfer with a pipette from one dish to another, when it is not done with great care may occasionally be sufficient to bring about development. In the present case the control eggs which were in each experiment always submitted to exactly the same manipulations as the eggs from which larvae were produced never gave any swimming larvae.

III.

When the eggs of *Ophelia* are just taken from the body and examined in sea-water they are, in shape, laterally compressed ovoïds and are of a gray colour. Each egg contains a large nucleus centrally placed and very distinct. Fig. 1. This appearance however does not persist long. After two hours many of the eggs are modified but not all in the same way. Some have become black, perfectly spherical, much smaller and are throwing out their polar bodies. Fig. 2. They may occasionally divide into two or four cells, but they do not undergo further development. Instead of giving swimming larvae, they disintegrate so that, on the following day, each one of these eggs is an irregular heap of small spheres. Whether

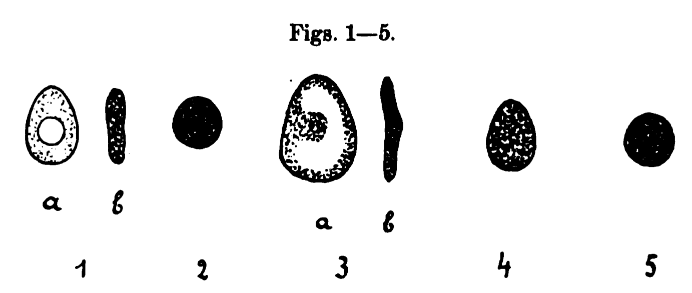
---

[1]) A. Mathews, Artificial Parthenogenesis Produced by Mechanical Agitation. Am. Journ. Physiol. Vol. VI. 1901. p. 142.

[2]) M. Fischer, loc. cit.

or not this modification is due to mechanical agitation is a question which has not been studied. Most of the other eggs which did not turn black became larger, without losing their flat oval shape and their nuclei became invisible. Fig. 3. Some eggs kept their original appearance. On the following day many of the eggs were dark and spherical and disintegrated into heaps of small globules.

Figs. 1—5.



1 normal egg immediately after removal from the body. *a* flat surface. *b* profile.
2 and 3 appearance of the eggs when they have been kept for 2 hours in sea-water. Some are like 2; many like 3.
3 *a* flat surface. 3 *b* profile.
4 appearance of the eggs which have remained 2 hours in KCl.
5 appearance of the same eggs 1 hour after transference to sea-water.

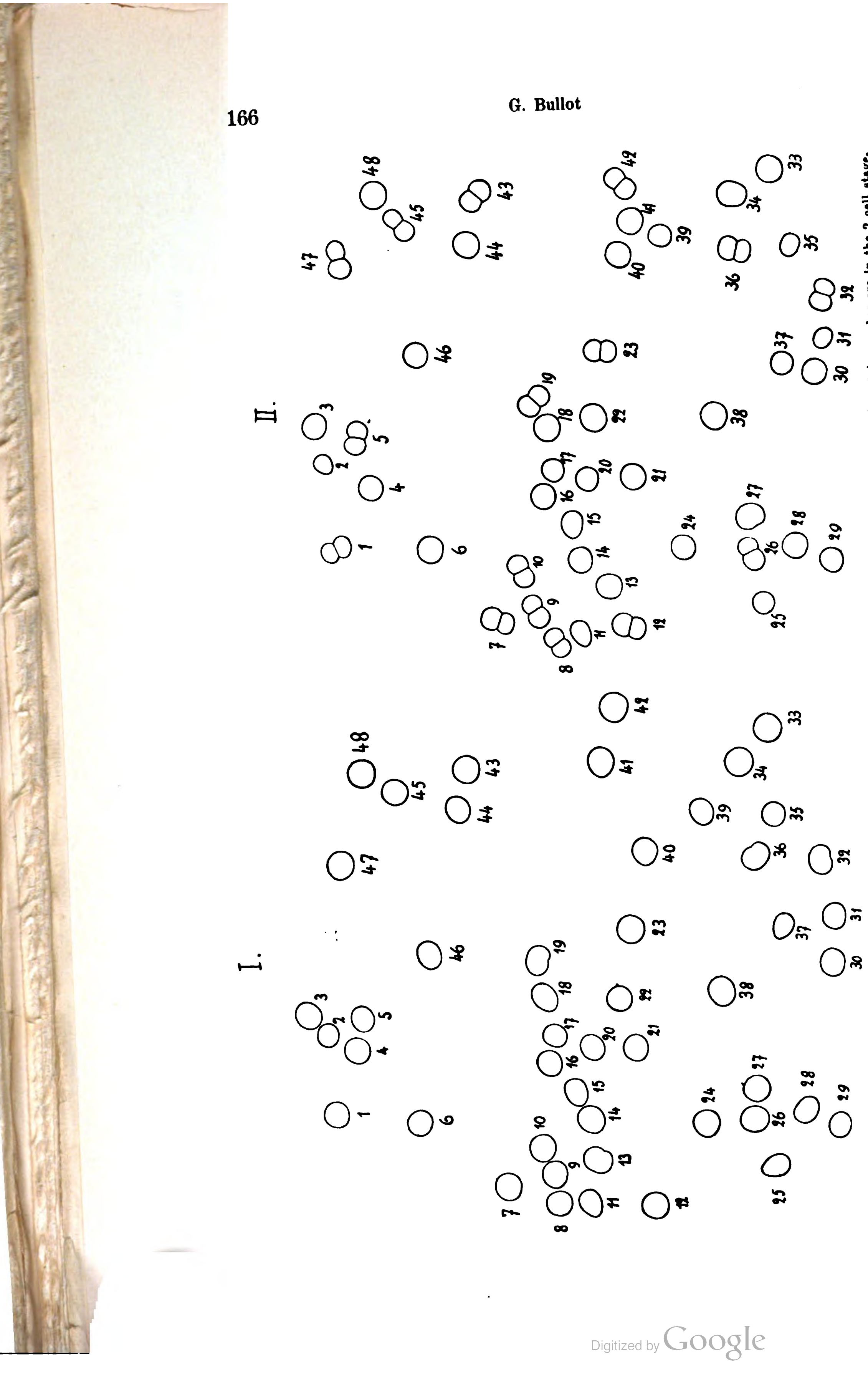
These are the changes noticeable in the unfertilized eggs when they are kept in normal sea-water from the moment they are removed from the animal. When such eggs are put into the mixture of 20 c. c. $2^1/_2$ n KCl + 80 c. c. sea-water for two hours and are then examined in the KCl mixture, they are found to have maintained their normal size and shape but they are darker and their nuclei have become invisible. Fig. 4. If they are then taken back into sea-water and if samples of those eggs are examined from time to time, the following is to be noticed: one hour after removal from KCl they are black and spherical, Fig. 5, and are throwing out their polar bodies. After two hours some are already divided into two cells. Then the divisions go on regularly, into four, eight, sixteen and more cells. After five hours the cells are more than sixteen in number and after that the individual cells can no longer be recognized. During the following hours the blastula is formed with its imperfectly spherical and characteristic shape. After ten hours some blastulae begin to swim. The number of swimming blastulae increases during the succeeding hours. They always remain at the bottom of the dish. This is in contra distinction to the case of larvae developing from fertilized eggs, which swim through all the layers of the liquid and are much more lively. The parthenogenetic larvae

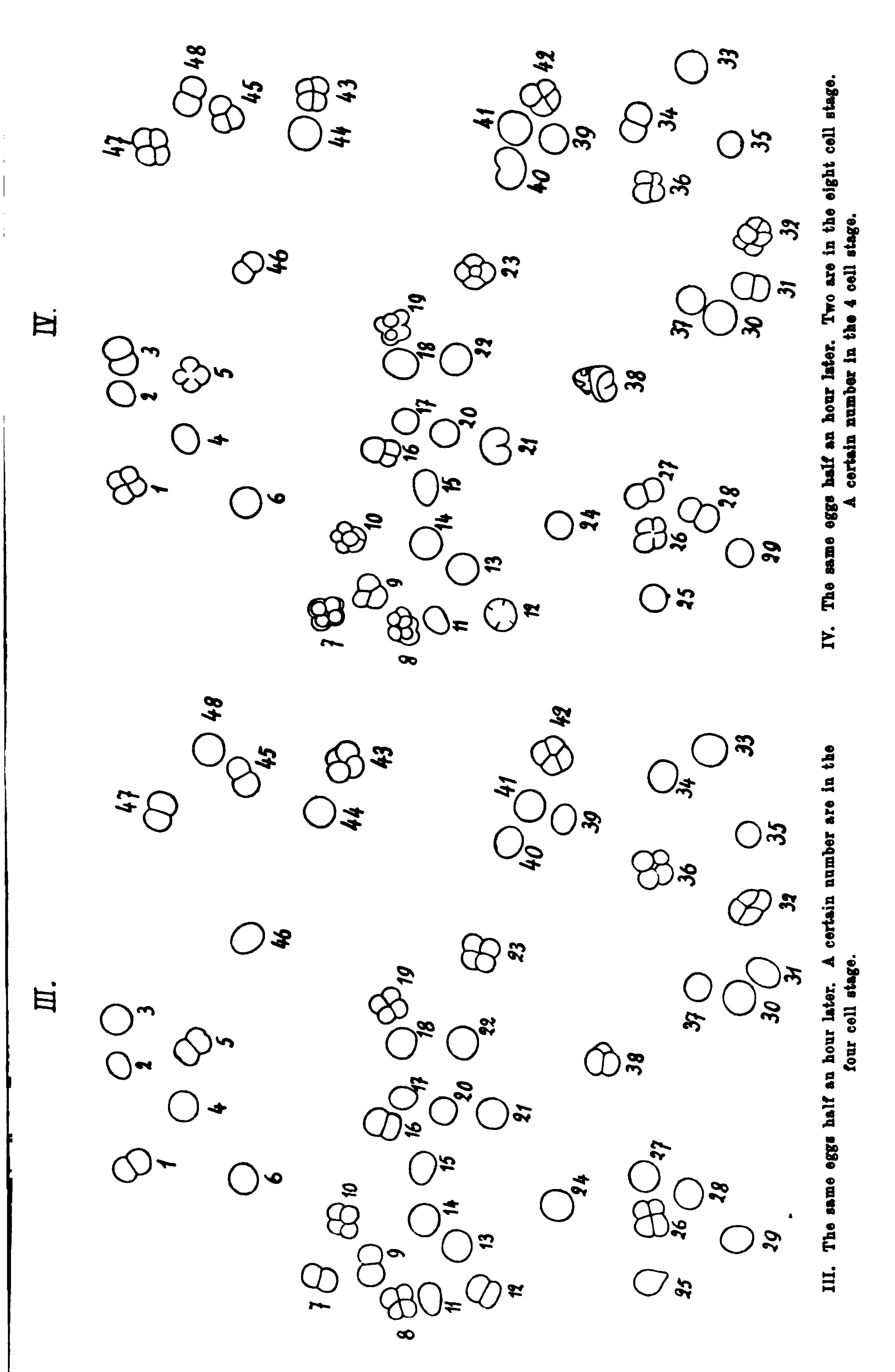
o not live longer than two days. Their death cannot be attributed
) bacterial infection because it occurs as well in dishes whose sea-
'ater remains perfectly clear as in those in which the sea-water
ecomes cloudy and gives a putrid odor. Of the total number of
ggs 60% to 80% divide while only 20% to 60% form swimming
rvae. The latter number was obtained only once. In general the
roportion of swimming larvae is between 25% and 40%. The eggs
'hich do not divide maintain their spherical form. The eggs which
ivide and do not develop into swimming trochophores disintegrate
fter a certain number of divisions.

IV.

Do the swimming blastulae found after ten hours in the cultures
rise from the segmented eggs or do they originate from unsegmen-
:d eggs? The case in which 60% of the eggs gave swimming
rvae, while 80% divided, shows already that, in that case, a great
art of the larvae must have originated from the segmented eggs.
he total number of larvae being 60%, at least 40% of them must
ave come from segmented eggs. This argument does not hold good
r the cases in which 25% of larvae were obtained and only 60%
f the eggs segmented, because the 25% of larvae could have origi-
ated from the 40% of undivided eggs. And even if all the cases
ere like the first one, it would be still desirable to make sure by
irect observations that the larvae develop from segmented eggs. In
rder to determine this point a certain number of eggs were placed
ı a flat bottomed watch glass covered with a thin layer of water
nd watched under the microscope in their progressive transforma-
ons. To avoid the displacement of the eggs through vibration and
echanical shocks the microscope was set upon the cement pier of
ıe balance room. It is easy to see from the following drawings
'hich were all made with the camera lucida that, the eggs kept
ıeir respective positions in such a manner that there was no diffi-
ılty in identifying each one of them through the eight drawings.

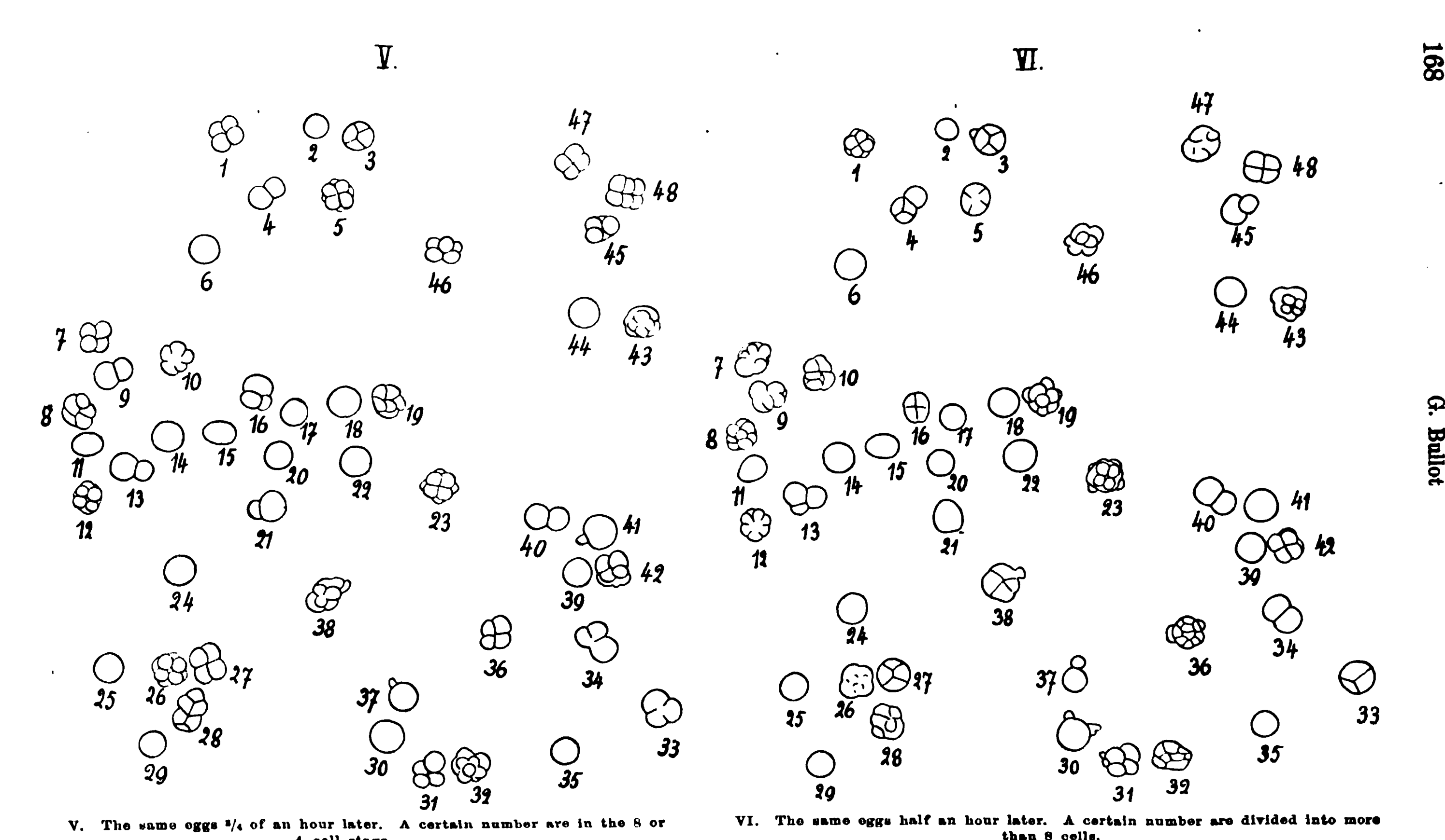
The drawings I to VIII are camera drawings of a lot of eggs
ıade at different times after treatment with $2^1/_2$ n KCl. In all the
rawings the same figure refers to the same egg.


I.
II.



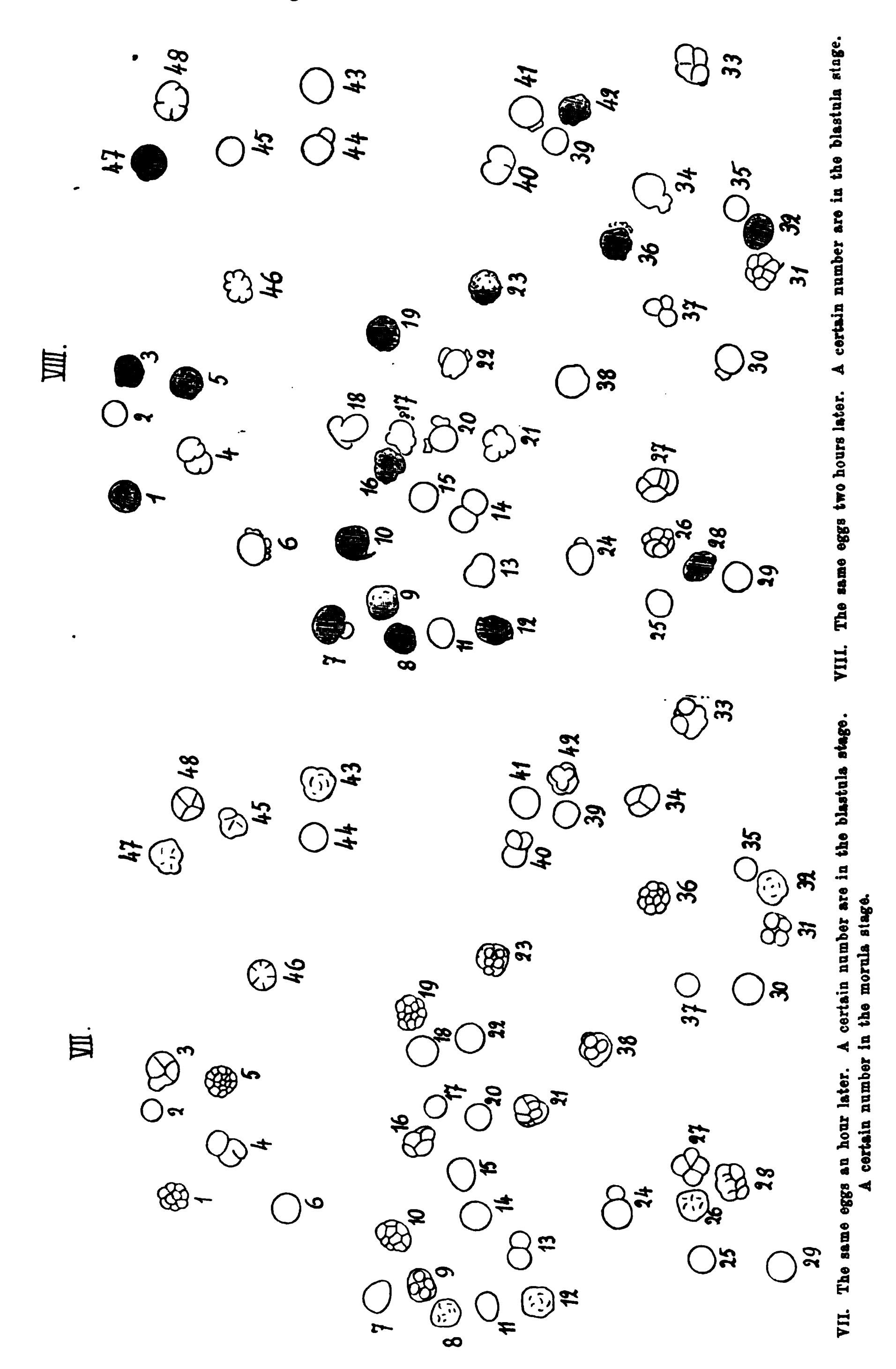
III. The same eggs half an hour later. A certain number are in the four cell stage.

IV. The same eggs half an hour later. Two are in the eight cell stage. A certain number in the 4 cell stage.



V. The same eggs $^3/_4$ of an hour later. A certain number are in the 8 or 4 cell stage.

VI. The same eggs half an hour later. A certain number are divided into more than 8 cells.



VII. The same eggs an hour later. A certain number are in the blastula stage. A certain number in the morula stage.

VIII. The same eggs two hours later. A certain number are in the blastula stage.

These drawings show:

1) That among the 48 eggs which were in the field 16 gave larvae all originating from segmented eggs. These eggs are: 1, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 12, 16, 19, 23, 28, 32, 42, 47.

2) That 32 eggs divided, half of them producing the 16 larvae and the other half stopping generally in the first stages when they had formed two, three or four cells. These eggs are: 4, 13, 14, 21, 26, 27, 31, 33, 34, 37, 40, 43, 44, 45, 46, 48.

3) That 16 eggs did not divide but maintained their spherical shape or partially desintegrated.

This series of observations was repeated on four other cultures with similar results.

Other observations made on the development of larvae from fertilized eggs showed that it was identical with the one of the parthenogenetic larvae. They divided quite in the same way. The only differences were in the rapidity of the development, in the proportion of eggs giving swimming larvae, and in the longevity of these larvae. When the eggs are fertilized, they divide more quickly and about 95% give swimming larvae. These larvae can be kept alive during several weeks when the sea-water does not undergo putrefaction. Finally they are more lively than the Parthenogenetic larvae.

These experiments show conclusively that in the annelid of the genus *Ophelia* which was used in these experiments the parthenogenetic larvae originate from regularly segmenting eggs.

Zusammenfassung.

Die Beobachtungen und Versuche haben ergeben, daß bei der in diesen Versuchen benutzten Annelide aus dem Genus *Ophelia* die Eier, wenn sie durch Erhöhung des osmotischen Druckes des Seewassers zur parthenogenetischen Entwicklung veranlaßt werden, sich regelmäßig furchen, und daß nur aus solchen gefurchten Eiern schwimmende Larven hervorgehen.

Regeneration of the Anterior Limbs in the Tadpoles of Frogs.

By

Esther F. Byrnes, Ph. D.

With Plate X and 8 figures in text.

Eingegangen am 2. December 1903.

The following experiments on the anterior limbs of the larvae 'frogs were made at the suggestion of Prof. T. H. MORGAN of Bryn awr College and were intended to test the power of regeneration in e anterior limbs.

Method of Experiments.

The operation consisted in opening the gill chamber of etherized dpoles through the branchial aperture on the left side of the body d in amputating the left anterior limb above the hand.

The operations were made on tadpoles in two distinct stages of velopment: Ist. On tadpoles in which the posterior limbs were well veloped and the anterior limbs were small though perfectly formed. nd. On tadpoles in which the posterior limbs were very small, while e anterior ones were still mere stumps, or in which the hand when esent, appeared as a tiny disc with a notched margin.

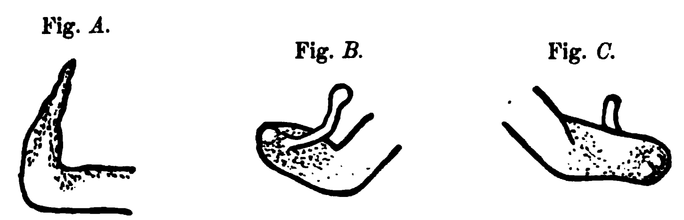
A few illustrations will suffice to show the difference in the generating power in the two groups, as well as to show the marked riability among the several larvae of each group, even though thin the group the larvae were seemingly all alike, at the time the operation.

Group I.

On the 23rd of April a perfectly formed hand was taken from left anterior limb of each of five tadpoles, in which the posterior

limbs were large and well developed. By the 21st of May, one of this set had completed the metamorphosis but without any trace of regeneration of the lost hand. None of this set succeeded in reaching any marked degree of restoration of the lost parts, although a conical outgrowth occasionally appeared at the end of the stump. Such an outgrowth is represented in Fig. 2, Plate X. The details are further shown in the text figure *A* where the conical outgrowth is seen to be a three-jointed digit.

Another unsuccessful attempt at regeneration after amputation of a well formed hand is shown in the text figures *B* and *C*.

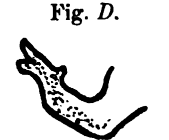


A An enlarged drawing of Fig. 2.
B The dorsal aspect of the hand. *C* The ventral aspect of the hand.

B shows a finger-like process arising from the dorsal side of the limb and pointing backward. When the frog was three months old this process was apparently without joints and without any skeletal structure. *C* shows the same limb seen from the ventral side: two slight elevations at the extremity mark the position of digits, but at the end of six months these had reached no further development.

Group II.

A case of partial regeneration may be seen in Fig. 7. In this instance the hand was amputated on the 30th of April while extremely small. By the 14th of June the anterior limbs were liberated and the three-fingered hand shown in the text figure *D*, had already formed. Two of the digits were closely connected with each other. There was no sign of the remaining digit, nor did the hand regenerate further.



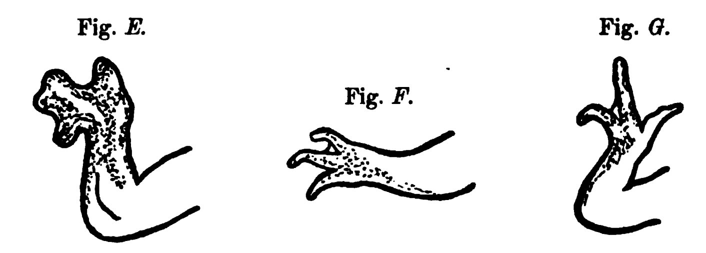
D An enlarged drawing of the left anterior hand of Fig. 7, seen from the dorsal side.

Figs. 1, 3 and 4 illustrate cases in which the normal number of digits has been regenerated with more or less success. In Fig. 1, the digits are all present, but are divided into two groups of two closely united digits each. In

Fig. 3, only the thumb is well developed, the three remaining digits being represented by mere rudiments. Fig. 4 shows a frog in which the hand has regenerated four digits that have remained united and formed a disc-like structure, seen also in the text figure *E*.

Figs. 5 and 8 represent some of the more complete stages of regeneration of the anterior limb after amputation of an unformed hand. In both of these cases the number of digits is incomplete, although in Fig. 8, a strongly developed ridge on the ventral aspect of the hand marks the position of the thumb. In both cases a web is partly formed between two of the digits, but not between the same digits in the two hands. The details of these structures may be seen in the text figures *F* and *G*.

An interesting instance of unequal development in two individuals of similar stages of growth, raised under very favorable and precisely



E An enlarged drawing of the left anterior hand of Fig. 4. *F* An enlarged drawing of the left anterior hand of Fig. 5. *G* An enlarged drawing of the left anterior hand of Fig. 8.

similar conditions of life, may be seen by a comparison of Fig. 5 with Fig. 7. Both of these larvae have regenerated but three digits. In the case of Fig. 7, the regeneration of the thumb was incomplete while the remaining digits were closely united with each other.

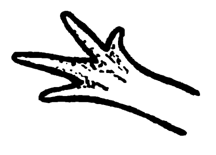
Inequality in regenerative power in larvae of like size and of apparently like condition is a constantly recurring phenomenon, and seems to indicate that the power of regeneration is not wholly dependent on the development of a form, but is partly determined by some factor which varies with the individual.

The fact of individual variation was well illustrated during the course of my studies by a set of seven tadpoles with small posterior limbs and with unusually small anterior ones. At the time of the operation all of these tadpoles seemed to be perfectly healthy. They had been under like conditions for a month previous to the operation and were afterward kept under precisely similar conditions as long

as they lived. The operation occurred on the 16th of June, and by the third week in July, one of the tadpoles had regenerated a complete four-fingered hand. All of the digits were well formed and separate. The hand was approximately normal in form, though smaller than the normal right one, as is usually the case after regeneration.

I am, unfortunately, not able to add this most complete case of regeneration to the photographic plates for the frog escaped before the photographs could be taken. This tadpole was small, with an exceptionally large tail, which it absorbed with unusual rapidity, giving rise after the metamorphosis to a very small and exceedingly active frog. I can offer only an outline drawing of the regenerated hand of this frog in the text figure *H*.

Fig. *H*.



H An approximately normal regenerated hand.

The drawing suffices, however, to show that regeneration of the anterior limb may, under favorable conditions, be practically complete. All the other tadpoles of the set died without making the slightest attempt at regeneration, after having outlived the one that metamorphosed by periods varying from one to many weeks.

Summary.

The results of the experiments may be summed up as follows:

1) The anterior limbs of frog larvae are capable of regenerating.

2) The regenerated limb is invariably smaller than the normal one.

3) Regeneration in the anterior limbs is in part, dependent on the development of the limbs at the time of amputation. The better formed the limb, when the injury occurs, the less complete the regeneration will be, and vice versa, the less completely formed the limb, the more complete will be the regeneration.

4) The regenerative power varies in the individual larvae irrespective of development and of external conditions.

5) Whatever regeneration takes place, occurs prior to the completion of the metamorphosis, after which the power of regeneration seems to be lost.

Discussion of the results.

The results agree very closely with those of BARFURTH[1]) on the posterior limbs.

BARFURTH worked on the larvae of Rana fusca and summed up his results as follows:

1) The larvae of Rana fusca do regenerate.

2) The regenerative power is soon lost as development proceeds.

3) The power of regeneration is to a certain extent independent of development.

FRAISSE, working on the posterior limbs of young and old frogs and toads to test their regenerative power, concluded that even under the most favorable conditions of life, only small cone like projections appeared on the stump shaped extremity and then failed to undergo any further development.

BARFURTH found that if the amputation occurred while the posterior limb was still imperfectly formed, the lost part would usually be more or less completely restored, while amputation of a well formed limb would be followed by little or no regeneration. BARFURTH, therefore, attributed the negative results of FRAISSE to the early loss of the regenerative power in the tadpole, and to the loss of the limb at a relatively late period in larval life.

My work on the anterior limb of the tadpole supports BARFURTH's interpretation of FRAISSE's results, for the more mature larvae of Group I. frequently produced »a cone like projection« such as FRAISSE described for the regenerated posterior limbs, when they did not fail to regenerate altogether: while most of the younger and less mature larvae of Group II. usually succeeded in regenerating a portion of the missing limb, although they were capable, as the experiments show, of regenerating a limb approximately normal in form and size.

MORGAN[2]) has sought to discover the relation between the regenerative power in the amphibia and the utility of regeneration to the organism, and he has pointed out that in the case of the frog, at least in the anterior limb, the organ is protected by its position,

---

[1]) BARFURTH, DIETRICH, Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I. 1894—1895.

[2]) MORGAN, T. H., Regeneration. Columbia University, Biological Series. 1901. — Regeneration of the Leg of Amphiuma means. Biological Bulletin. Vol. V. No. 5. 1903.

against injury during the period when it is capable of regenerating. Hence there is a doubtful connection between utility and regeneration. Certain it is, that after the anterior hand has protruded from the gill chamber and is then for the first time liable to injury, it has lost its regenerative power.

That the regenerated posterior limb in the Anura is invariably smaller than the normal one has already been pointed out by BARFURTH[1]) and by KOCKS[2]). The regenerated anterior limb is likewise smaller than the normal one, although there is a marked relation between the size of the regenerated limb and the degree of development of the normal limb at the time of its amputation, as has been stated.

It has been shown in connection with the posterior limbs, that when the foundations of the limbs are destroyed before differentiation of the tissues has begun, the regenerated limb is invariably normal in size[3]). Similar extirpations have not been attempted in the anterior limb region, owing to the extreme difficulty of the operation on account of the position of the anterior limbs; but the development of more shapely as well as larger organs, after the amputation of very small and unformed ones, seems to indicate that in the anterior as well as in the posterior limbs of the frog tadpole, the regenerative power is co-existent with embryonic conditions in the tissues. This seems to be all the more true in the case of frog tadpoles when we consider that the immature tissues in the anterior limbs retain their power of regeneration after it has been lost in older tissues elsewhere in the same organism, even in the more recently formed posterior limbs.

Whenever the tadpoles regenerated the lost organ either wholly or in part, the restoration occurred within a comparatively brief period immediately following the operation, after which the power was completely lost.

The failure of certain individual larvae to regenerate as completely as others, may in some instances be attributed to imperfect nutrition. I have repeatedly opened the gill chamber of tadpoles

---

1) BARFURTH, DIETRICH, Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I. 1894—1895.

2) KOCKS, W., Versuche über Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.

3) BYRNES, E. F., On the Regeneration of Limbs in Frogs after the Exstirpation of Limb Rudiments. Anatom. Anz. Bd. XV. Nr. 7. 1898.

that had died before the last stages of the metamorphosis and have found in all instances that there was no sign of regeneration in the mutilated limb. In other cases, however, when perfectly healthy individuals still capable of restoring the lost parts fail almost wholly to regenerate, the cause is farther to seek, since up to a given period in larval life the power of regeneration is inherent within the organism, and other things being equal, the individual is capable of regenerating the lost limb.

Brooklyn, N. Y., U. S. A., November 1903.

Zusammenfassung.

1) Die Vordergliedmaßen von Froschlarven sind regenerationsfähig.

2) Das regenerierte Glied ist unabänderlich kleiner als ein normales.

3) Die Regeneration der Vordergliedmaßen ist zum Teil abhängig von der Entwicklung der Gliedmaßen zur Zeit der Amputation. Je besser ausgebildet das Glied bereits ist, wenn die Verletzung stattfindet, desto unvollkommener pflegt die Regeneration zu sein, und umgekehrt, je unvollständiger noch die Gestaltung des Gliedes ist, desto vollständigere Regeneration tritt ein.

4) Die Regenerationsfähigkeit variiert bei den Larven individuell ohne Rücksicht auf deren Entwicklung und auf äußere Bedingungen.

5) So weit Regeneration überhaupt stattfindet, erfolgt sie vor Vollendung der Metamorphose, nach welcher das Regenerationsvermögen verloren zu gehen scheint.

Les agents dits »spécifiques« en Tératogénèse et en Parthénogénèse expérimentales.

Par

E. Bataillon.

Eingegangen am 10. Dezember 1903.

L'emploi, aujourd'hui courant, des solutions les plus diverses en Biologie cellulaire prête à la confusion si l'on abuse de certains termes tels que »spécificité«, »ions spécifiques« etc. . . .

J'avais fait la remarque depuis longtemps, et crois devoir m'expliquer sur ce point après avoir parcouru un récent travail de MORGAN[1]) dont les conclusions sont, à cet égard, très-suggestives.

I. MORGAN étudie l'action des combinaisons lithiques sur le développement des œufs de Grenouille. Avec des solutions de LiCl comprises entre 0,4 et 0,6 %, il obtient un certain nombre d'embryons inverses dont l'ébauche nerveuse est plus ou moins complètement refoulée dans la masse des éléments vitellins (pour les détails, se reporter au texte du mémoire). Ces embryons inverses, il ne les observe pas avec les autres chlorures; et, comme il en trouve un petit nombre dans LiBr, il conclut à l'activité spécifique des ions Li dissociés.

Je dois dire immédiatement que je ne touche pas aux faits, n'ayant jamais contesté les modifications chimiques en question.

Dans mon mémoire sur l'action tératogène des solutions salines ou sucrées[2]), j'ai réservé un paragraphe »A quoi se réduit la spécificité« (p. 627—628), qui finit par ces lignes:

---

[1]) MORGAN, TH., The Relation Between Normal and Abnormal Development of the Embryo of the Frog, as Determined by the Effect of Lithium Chloride in Solution. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 6. Oktober 1903.

[2]) BATAILLON, E., Etudes expérimentales sur l'Evolution des Amphibiens. Les degrés de Maturation de l'œuf et la Morphogénèse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII.

»Mon avis est que la semi-perméabilité s'effaçant sur une certaine zône, la régression de la plasmolyse, avec pénétration des molécules dissoutes, peut modifier rapidement les relations intimes des parties saines et produire une destruction plus ou moins brusque, suivant les qualités chimiques du matériel utilisé.«

Ce passage complète l'opinion rappelée par MORGAN (p. 706):

»BATAILLON thinks that the effect of these solutions is physical, and not due to the specific nature of the salts themselves.«

Quant aux effets visés dans cette formule, il n'y a aucune ambiguité possible.

Ralentissement de la segmentation, surtout au pôle inférieur, blastopore équatorial, hernies vitellines avec diverses formes d'asyntaxie: telles sont les anomalies classiques, antérieurement connues, que j'ai voulu rapporter à un principe physique commun.

Je pars des expériences d'HERTWIG[1]) et de GURWITSCH[2]), et, à la même concentration approximativement, des électrolytes divers, aussi bien que le sucre de canne non-conducteur, me donnent en abondance les mêmes troubles évolutifs.

Je pourrais invoquer les résultats de MORGAN lui-même. Ses solutions actives sont comprises entre 0,4 et 0,6 % de LiCl. L'échelle des miennes (voir les 7 titres indiqués p. 615) va de 0,44 à 0,67 % (valeur exprimée pour le même chlorure).

Quant aux anomalies sur lesquelles il insiste, elles sont rares; et, beaucoup plus nombreuses sont, d'après le texte lui-même, les formes (blastopores équatoriaux, hernies vitellines) obtenues par GURWITSCH et par moi.

Donc, tablant sur les observations antérieures, sur l'effet de mes solutions isotoniques calculées a priori, je cherche un caractère commun à toutes ces solutions salines ou sucrées; et je rapporte à une déshydratation l'inertie du pôle vitellin soulignée par HERTWIG: à mon sens, il y a là une modification fondamentale.

Que tel agent chimique toxique puisse supprimer les anomalies par un arrêt précoce de l'évolution, comme je l'ai vu pour Kcy; que tel autre, comme une combinaison lithique (appliquée souvent du reste d'une façon tardive et dans des conditions non comparables aux

[1]) HERTWIG, O., Beiträge zur experimentellen Morphologie. Die Entwickelung des Froscheies unter dem Einfluss stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.

[2]) GURWITSCH, Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwickelung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.

miennes) engendre des altérations autres et plus ou moins nettement définies: cela ne souffre aucun doute.

Arrêtons-nous donc sur ces altérations.

La particularité signalée par Morgan est visiblement secondaire. Elle n'exclut pas le trouble physique général que j'ai relevé; mais il est clair qu'à son sujet peut se poser la question »spécificité«.

Le terme vise tout à la fois les agents et les effets produits.

Pour ce qui est des agents, l'hypothèse de la dissociation permettrait de faire intervenir tel ion métallique lorsque les diverses combinaisons d'un groupe se comportent de la même façon.

Mais les effets seuls peuvent fournir un repère. Avec LiCl, l'anomalie de Morgan n'est pas la règle: elle apparait surtout dans des conditions expérimentales nouvelles, lorsque l'œuf subit son traitement à un stade avancé de la segmentation. Gurwitsch ne l'a pas signalée; elle est rare avec LiBr. Avec l'iodure, le nitrate, le benzoate et le salicylate de Lithium qui ont été également expérimentés par le savant américain, il n'en est point question jusqu'ici.

L'action propre des ions Li n'est pas suffisamment dégagée. Et que deviendrait-elle le jour où une solution sans Lithium donnerait le même résultat? Surtout, quel rapport y a-t-il entre ces ions du milieu et les troubles révélés par l'embryon inverse? Je ne fais pas difficulté à concevoir ici une modification chimique. Mais, même avec une réaction spéciale des éléments les plus résistants, on me concédera, j'espère, des altérations locales du genre de celles que j'ai indiquées. Je me défie de la spécificité lorsqu'elle laisse un tel fossé entre des ions extérieurs dissociés et une anomalie portant sur une ébauche embryonnaire déjà très-différenciée.

L'étude d'un trouble particulier peut éclairer les rapports dans les ébauches normales.

La recherche des différences dans les cas les plus spéciaux a une portée considérable; elle permet de vider certains problèmes morphologiques et peut suggérer un déterminisme de détail.

La recherche des ressemblances, des lois générales, correspond à une autre discipline. Et comme les lois se heurtent journellement à l'épreuve des faits les plus complexes, il convient de les dégager si l'on ne veut pas voir péricliter le principe même du Mécanisme en Biologie.

II. Le même abus de mots me paraît obscurcir les expériences de Parthénogénèse expérimentale.

Loeb, interprétant ses premiers résultats sur les œufs d'Oursins,

vise la spécificité des ions Mg[1]), seuls capables de déterminer l'évolution. Il invoque ensuite avec moi[2]) le principe de la Pression osmotique et de la déshydratation. Puis il trouve que certains ions agissent seuls sur tel type d'œufs à l'exclusion des autres, K chez *Chætopterus*, Ca chez *Amphitrite*, par exemple[3]).

Ici la spécificité touche en plus de l'agent et de l'effet produit, l'œuf soumis à l'expérience.

Mais à quoi se ramène cette action d'un élément chimique? Il serait intéressant d'avoir, pour chaque cas, un contrôle comme celui des Delage[4]) pour les ions Mg chez l'Oursin. Certains même pourraient désirer que le résultat fût plus favorable à la spécificité.

Mais Loeb, opérant avec des solutions isotoniques ou même hypotoniques par rapport à l'eau de mer, abandonne son idée antérieure. Je puis dire qu'il l'abandonne, car, dans sa dernière formule, le changement physique est relégué au deuxième plan. Les ions sont des catalyseurs; et il suppose que la déshydratation peut favoriser la formation de ces éléments indispensables dans les cas où la Pression osmotique du milieu intervient indiscutablement.

Il est permis de se demander pourquoi il ne subordonne pas, au contraire, ses dernières expériences aux précédentes; pourquoi il sacrifie une modification physique très-générale à des actions catalytiques, sans se demander si l'élimination d'eau est incompatible avec un milieu anormal, même hypotonique.

J'écris élimination d'eau, préférant toujours m'adresser au milieu intérieur.

Nos déterminismes ne peuvent trouver de jalons solides que là. Et si, après les avoir aperçus, nous les dissimulons, pour laisser un vide entre l'agent extérieur hypothétiquement défini et une série de phénomènes évolutifs, nous sommes bien à l'aise pour parler de spécificité: notre champ d'action étant toujours restreint au double point de vue des matériaux biologiques et des conditions expérimentales.

---

[1]) Loeb, J., On the artificial Production of normal larvæ from the unfertilized eggs of the Sea Urchin. Am. Journ. of Physiology. April 1900.

[2]) Loeb, J., Further experiments on artificial Parthenogenesis etc. Am. Journ. of Physiology. August 1900.

[3]) Loeb, J., Fischer et Neilson, Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 87. 1901.

[4]) Delage, Y. et M., Sur les relations entre la constitution chimique des produits sexuels et celle des solutions capables de déterminer la parthénogénèse. C. R. Acad. Sciences. Décembre 1900.

Ici encore, c'est la même question qui se pose. Dirons-nous que la recherche des différences est sans portée? Bien loin de là. La multiplicité des facteurs nous met en garde contre l'idée d'un mécanisme simple et exclusif. Mais encore faut-il ne toucher aux données acquises qu'à bon escient et n'en réduire le sens que lorsqu'elles sont encadrées par d'autres plus compréhensives. Lorsque nous trouvons un point d'appui dans le substratum vivant, plus près par conséquent du résultat qui nous intéresse, n'oublions pas que sa place est mieux marquée dans nos mécanismes que celle d'un facteur externe dégagé par l'hypothèse (l'hypothèse fût-elle séduisante et féconde comme celle de la dissociation).

Conclusions.

1°. Ma première conclusion vise spécialement les indications récentes de Morgan et précise mon opinion sur un point essentiel de Tératogénèse. Il faut séparer ce qui peut être spécifique de ce qui ne l'est certainement pas. L'inertie du pôle végétatif, avec toute une série d'anomalies connues (blastopores équatoriaux, hernies vitellines, asyntaxie) relève du principe physique de la déshydratation, dans les expériences sur les solutions salines ou sucrées. Ce principe trouve une nouvelle confirmation dans les résultats mêmes de Morgan qui use de concentrations cadrant avec celles de Gurwitsch, avec les miennes, et obtient en abondance les mêmes malformations.

Quant aux embryons inverses décrits par le biologiste américain, il me parait imprudent de parler d'action spécifique pour caractériser un phénomène obscur et irrégulier, quand la modification initiale nous échappe, quand l'expérimentation n'a pas suffisamment isolé le facteur externe mis en cause, quand nous n'apercevons aucun changement plasmatique intermédiaire entre ce facteur et l'ébauche complexe qu'on lui rapporte.

2°. Ma deuxième conclusion porte sur la spécificité en Parthénogénèse expérimentale. La brutalité d'un parallélisme entre tel facteur externe et tel phénomène éloigné d'évolution risque de nous voiler tout un déterminisme intermédiaire dont certains jalons, pour le moins, ne dépendent pas directement d'une spécificité chimique quelconque du milieu.

Avec la seule spécificité indiscutable des plasmas, tel agent privilégié peut entrainer sur tel type une modification banale réalisée

ailleurs par des procédés plus variés et quelquefois plus schématiques. L'œuf vivant n'est pas une simple cellule artificielle de PFEFFER; et je ne vois pas qu'une solution hypertonique soit indispensable pour provoquer sa déshydratation.

Université de Dijon, 1er Décembre 1903.

Zusammenfassung.

1) Mein erster Satz faßt speziell die neuerdings gezogenen Schlüsse MORGANS ins Auge und präzisiert meine Ansicht über einen wichtigen Punkt der Teratogenese. Man muß das, was spezifisch sein kann, von dem unterscheiden, was bestimmt nicht spezifisch ist. Die Trägheit des vegetativen Poles samt einer ganzen Reihe bekannter Anomalien (äquatoriale Blastoporusbildung, Dotterhernien, Asyntaxie) ergibt sich aus dem physikalischen Prinzip des Wasserverlustes in den Versuchen mit Salz- und Zuckerlösungen. Dieses Prinzip findet eine neue Bestätigung durch die eignen Ergebnisse MORGANS, welcher sich mit GURWITSCHS und den meinigen übereinstimmender Konzentrationen bedient und die gleichen Mißbildungen im Überfluß erhält.

Was die von dem amerikanischen Biologen beschriebenen invertierten Embryonen angeht, so erscheint es mir unvorsichtig, zur Charakterisierung eines unerklärten und unregelmäßigen Phänomens von spezifischer Einwirkung zu sprechen, während die anfänglichen Veränderungen uns entgehen, während die Versuche den äußern zur Einwirkung gebrachten Faktor nicht genügend isolieren konnten, während wir keine Plasmaveränderung bemerken, welche zwischen diesem Faktor und den auf ihn bezogenen komplizierten Entwicklungsvorgängen vermittelt.

2) Mein zweiter Satz bezieht sich auf den spezifischen Charakter der künstlichen Parthenogenese. Die rohe Anschauung von einem Parallelismus zwischen einem solchen äußerlichen Faktor und einem solchen von der (eigentlichen) Entwicklung weit entfernten Phänomen läuft Gefahr, uns einen ganzen vermittelnden Determinantenkomplex zu verschleiern, von dem wenigstens gewisse Hauptpunkte nicht direkt von irgend einer spezifischen chemischen Beschaffenheit des umgebenden Mediums abhängen.

Allein auf Grund der indiskutablen Spezifizität der Plasmasubstanzen kann ein besonders bevorzugtes Agens eine ganz gewöhnliche Veränderung nach einem bestimmten Typus herbeiführen, welche sonst durch mehr verschiedenartige und manchmal auch durch mehr schematische Prozesse verwirklicht wird. Das lebende Ei ist keine einfache künstliche PFEFFER'sche Zelle; und ich vermag nicht einzusehen, daß eine Lösung hypertonisch sein muß, um das Ei zur Wasserabgabe zu reizen.

Über den Einfluß von Zug auf die Bildung faserigen Bindegewebes[1].

Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Sehnenvernarbung.

Experimentelle Untersuchung

von

Dr. med. **Oscar Levy,**
Assistenten am anatomischen Institut der Universität Halle a. S.

Mit Tafel XI—XIII und 1 Figur im Text.

Eingegangen am 17. November 1903.

Die Entstehung der »Zweckmäßigkeit« in der Organisation der Lebewesen wurde durch Darwins Prinzip der natürlichen Zuchtwahl zu einem Teile aufgedeckt. Neben der Auslese der Personen im Kampfe ums Dasein ließ Darwin als wirksamen Faktor bei der Umwandlung der Arten den Gebrauch und den Nichtgebrauch der Organe gelten.

Man wendet heute diesem zweiten Punkte, dem Lamarckschen Prinzipe, vielfach eine erneute Aufmerksamkeit zu. Die Theorie, daß Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe ein Faktor bei der Umwandlung der Arten sein könne und sein müsse, stützt sich zu einem wesentlichen Teil auf die Hypothese der Vererbung der »vom Individuum« erworbenen, somatogenen Eigenschaften, die wohl zuerst von His ('74) und Weismann ('83, '92, '02), dann auch von andern mit Recht angegriffen wurde.

Solange dieses Problem der Vererbung vom Individuum erworbener Eigenschaften ungelöst ist, solange es mehr als unwahrscheinlich ist, daß Veränderungen, die auf rein lokaler Einwirkung auf Gewebe oder Organe des Körpers ohne gleichsinnige Affektion

[1]) Ein Teil der Resultate dieser Arbeit wurde der Anatomenversammlung zu Halle a. S. 1902 vorgetragen und demonstriert ('02).

des Keimplasmas beruhen, sich auf die Nachkommen übertragen, solange dürfen wir dem LAMARCKschen Prinzipe einen erklärenden Wert für die Umwandlung der Arten nicht beimessen.

Damit ist aber die Bedeutung der Funktion für die organische Gestaltung überhaupt nicht bestritten. Nur liegt sie an einer andern Stelle. Die gestaltende Wirkung der Funktion ist vorläufig nicht in der Phylogenese, sie ist in der Ontogenese zu suchen.

Die Art der Vermittlung der gestaltenden Leistungen der Funktion, ihre Wirkungsweise, erkannte zuerst W. ROUX und legte sie in seiner Schrift: Der Kampf der Teile im Organismus ('81) nieder. Einige für die folgende Untersuchung wichtige Hauptpunkte dieser Schrift müssen hier kurz dargestellt werden.

Daß Muskeln und andre Organe bei vermehrter Arbeit hypertrophieren, ist schon lange bekannt. Die Erklärung für diese Erscheinung glaubte man in der Beobachtung gefunden zu haben, daß die Organe während und einige Zeit nach energischer Arbeit reichlicher als während der Ruhe mit Blut durchströmt werden. Man nahm an, daß durch diese funktionelle Hyperämie dem betreffenden Organe so reichliche Nährstoffe zugeführt würden, daß es wachsen müsse.

ROUX zeigte dagegen auf Grund entwicklungsgeschichtlicher und vieler den Pathologen bekannter Tatsachen, daß diese Vorstellung sowohl mit unsern Kenntnissen von der Physiologie der Assimilation als auch mit den Tatsachen der Morphologie im Widerstreite steht.

Wir können den aktiv tätigen Geweben eines erwachsenen tierischen Organismus noch so reichliche Nahrung zuführen, sie werden davon zum Aufbau neuer Strukturteile kaum etwas mehr aufnehmen und verwenden, wenn nicht zugleich durch eine besondere Ursache ihre morphologische Assimilationsfähigkeit gesteigert wird. Ein muskelschwaches erwachsenes Individuum werde mit allen Stoffen, die für den Anbau neuer Muskelsubstanz nötig sind, überreichlich gefüttert, sein Blut also mit diesen Stoffen überschwemmt, trotzdem nehmen seine Muskeln, wenn nicht andre Faktoren hinzukommen, an kontraktiler Masse nicht zu. Das ruhende oder schwach arbeitende Gewebe Erwachsener verwendet in vermehrtem Maße zugeführte Stoffe nicht in vermehrtem Maße zum Aufbau neuer Strukturteile, assimiliert sie nicht morphologisch. Die funktionelle Hyperämie an und für sich kann daher eine Hypertrophie nicht erklären.

Die ersten Gestaltungen im Ei und im Embryo entstehen bevor noch Blutgefäße vorhanden sind, sie entstehen also unabhängig von der Größe der Nahrungsverteilung.

Auch den feineren morphologischen Tatsachen steht die Hypothese von der gestaltenden Bedeutung der funktionellen Hyperämie ebenso machtlos gegenüber. Roux ('81 und '83 b) zeigte, daß dieselben Organe bei qualitativ verschiedenen Arbeitsleistungen in morphologisch verschiedener Weise hypertrophieren resp. atrophieren. Ein Muskel, der bedeutendere Lasten zu bewältigen hat, wird nur dicker, nicht aber länger, bei Vergrößerung oder Verkleinerung der mittleren Verkürzungsgröße nur länger resp. kürzer, wie dies auch Strasser ('83), durch Roux s Theorie angeregt, zu gleicher Zeit mit diesem prüfte und feststellte.

Diese und ähnliche Tatsachen veranlaßten Roux zur Formulierung der Gesetze von der dimensionalen Aktivitätshypertrophie und von der dimensionalen Inaktivitätsatrophie. Die Erklärung der gestaltenden Wirkung der Funktion durch die funktionelle Hyperämie kann diesem Gesetze nicht gerecht werden. Wie sollte die Hyperämie, die z. B. in einem Muskel eine allgemeine ist, von sich aus eine solche dimensional beschränkte und verschiedene Wirkung haben?

Die Gewebe und Organe der Erwachsenen hypertrophieren nur in denjenigen Dimensionen, mit welchen sie gesteigerte Arbeit leisten, in den andern Dimensionen können sie gleichzeitig atrophieren. Diese Tatsachen führten zu einer neuen, besseren Erklärung des Geschehens bei der Gestaltung aktiv oder passiv fungierender Organe und Gewebe, und warfen ein helles Licht auf den ursächlichen Zusammenhang der äußern und innern Struktur der Organe mit ihrer Funktion.

Den Grundgedanken, der eine einheitliche Lösung der mannigfaltigen, offenbar von der Funktion abhängigen Gestaltungen ergab, gewann Roux aus der Physiologie der morphologischen Assimilation, d. h. der rätselvollen Grundeigenschaft der lebenden Substanz, aus Stoffen, die ihr nicht gleichen, ihre eigne, sich im Lebensprozess verzehrende Masse mit ihren Struktureigentümlichkeiten wieder aufzubauen.

Statt in der funktionellen Hyperämie die Ursache der Aktivitätshypertrophie zu sehen, nimmt Roux eine direkte elementare Beziehung zwischen Funktion und gestaltlicher Assimilation des fungierenden Gewebes resp. dessen Matrix an. Aus dieser einen Annahme können alle die im einzelnen so verschiedenen zweck-

mäßigen Gestaltungen der funktionellen Anpassung, selbst die der dimensionalen Hypertrophie, abgeleitet werden. Das ist das Wesen von Rouxs Theorie, die im folgenden noch etwas eingehender erläutert werden muß.

Bei der Assimilation überhaupt kann man drei Stufen unterscheiden. Erstens: es wird genau so viel assimiliert, wie bei dem Lebensprozess zersetzt wurde. Zweitens: es wird mehr assimiliert. Drittens: es wird weniger assimiliert als zersetzt wurde. Der erste Fall stellt die lebende Substanz in Gleichgewicht, der zweite im Wachsen, der dritte in der Involution dar. Nehmen wir den ersten Fall als gegeben an. Wird nun durch eine das Mittelmaß einige Zeit übersteigende Arbeitsleistung die Zersetzung gesteigert, so wird auch die Assimilation gesteigert, aber nicht allein bis zur Restitution des zersetzten Materials, wie bestenfalls in der Ruhe, sondern darüber hinaus. Das Assimilationsvermögen eines stark funktionierenden Lebensteilchens wird also durch die Ausübung der Funktion gesteigert, das Teilchen wächst dadurch über die anfängliche Größe hinaus. Die Ausübung der Funktion übt einen trophischen Reiz auf die fungierende Substanz oder auf seine Matrix aus.

Entsprechend verläuft der umgekehrte Prozeß. Unsre Gewebe brauchen nach ihrer Bildung ein gewisses Maß von Funktion, um sich im Stoffwechselgleichgewicht zu erhalten. Sinken die Ansprüche an Arbeitsleistung unter dieses Maß, so werden die Lebensteilchen in ihrem Assimilationsvermögen geschwächt, es kann nicht mehr so viel Stoff assimiliert werden, als durch den Lebensprozeß an sich verloren gegangen ist; diese Lebensteilchen atrophieren und schwinden schließlich ganz, wenn durch längeres Ausbleiben der Funktion das Assimilationsvermögen fortschreitend geschwächt wird.

Die Organe und Gewebe haben nun weiterhin ihre Arbeit nicht gleichmäßig nach allen Richtungen zu leisten, sondern in den meisten Fällen nach wenigen Richtungen allein oder am stärksten. Am besten erkennt man dies an den passiv fungierenden Organen, z. B. an den Knochen. Ein Knochen wird zumeist in ein und derselben Weise, also stets in denselben bestimmten Richtungen auf Druck und Zug beansprucht. Seine Funktion besteht darin, dieser Beanspruchung durch die Festigkeit seines Aufbaues und Materials Widerstand zu leisten.

Druck und Zug pflanzen sich in einem Körper bei gegebenen Aufnahme- und Übertragungsstellen nicht überall hin gleichmäßig fort, sondern es lassen sich bestimmte Linien feststellen, in welchen die

Hauptbeanspruchung stattfindet. In allen andern Richtungen ist die Beanspruchung geringer oder gleich Null. Diesen ersteren Hauptbeanspruchungslinien entsprechend werden die knochenbildenden Teilchen in ihrer Assimilation sehr gekräftigt, sie bauen also mehr Knochensubstanz an. In allen andern Richtungen, in denen sich der trophisch wirkende, funktionelle Reiz in geringerem Grade oder gar nicht verbreitet, werden sie weniger oder gar nicht gestärkt oder sogar geschwächt. Es tritt außerdem jetzt eine Art von Konkurrenz der Lebensteilchen um den trophischen Reiz der Funktion ein. Denn je mehr die in den Zug- und Drucklinien liegenden Teilchen in ihrem Stoffwechsel gekräftigt werden, und je mehr Knochensubstanz sie infolgedessen bilden, desto mehr wird diese in den Hauptbeanspruchungslinien angebaute Masse dem Druck und Zug Widerstand leisten, um so weniger können sich diese Beanspruchungen in den andern Richtungen verbreiten. Die in den letzteren liegenden Teilchen werden also entweder infolge der Inaktivität schwinden oder mindestens nach ihrem physiologischen Schwund nicht wieder aufgebaut werden. In beiden Fällen werden sie also durch die Hypertrophie der günstiger gelegenen Teile geschädigt.

Indem so in gewissen funktionell bestimmten Richtungen Stoff angebaut wird, in andern Richtungen Stoffe schwinden, bildet sich eine typische Struktur unter funktionell neuen Verhältnissen aus. Sie ist ein Abbild der Richtungen, in welchen die Funktion am stärksten ausgeübt wurde.

Diese durch Vermittlung des funktionellen Reizes gewonnene Struktur stellt sich als eine äußerst »zweckmäßige« oder, objektiver gesprochen, nach Roux als eine »die Dauerfähigkeit des Individuums erhöhende« dar. Mit dem verwendeten Material wird dabei ein Maximum an Leistungsfähigkeit erreicht. Solche hochgradig an die Funktion angepaßte Strukturen nannte Roux funktionelle Strukturen[1]).

So vermag diese Theorie der funktionellen Anpassung vieles, was uns als »zweckmäßig« imponiert, des teleologischen, rätselhaften Scheins zu entkleiden, wie es die Darwinsche Selektionstheorie mit vielen andern Erscheinungen getan, und an seine Stelle rein naturwissenschaftliche Vorstellungen zu setzen. Aber natürlich kann und

---

[1]) Die Bezeichnung »funktionelle Struktur« wird jedoch ohne Rücksicht darauf angewandt, ob dieselbe (wie es in funktionell neuen Verhältnissen geschieht) durch die Funktion selber ausgebildet wird, oder ob sie als typisch vererbte Struktur wesentlich durch andre gestaltende Wirkungsweisen hervorgebracht worden ist.

will sie nicht die letzten Rätsel des organischen Geschehens lösen. Sie analysiert bis zu einem zur Zeit unauflöslichen Rest. Dieser ist die morphologische Assimilation und deren Abhängigkeit von dem funktionellen Reize.

Die gestaltende Wirkung der Funktion während der Ontogenese kann natürlich erst eintreten, wenn die Organe und Gewebe beginnen, ihre Funktion auszuüben. ROUX teilte daher und aus andern Gründen das Leben der Gewebe und Organe in zwei Perioden ein: erstens in die Periode der vererbten selbständigen, das soll heißen nicht von der Ausübung der Funktion abhängigen, Bildung und des in diesem Sinne selbständigen Wachstums, zweitens in eine Periode des funktionellen Lebens, in der das Wachstum, sowie die eventuelle Weiterbildung, und danach auch die bloße Weitererhaltung durch die Funktion befördert resp. ermöglicht wird. Zwischen beiden Perioden ist eine Übergangszeit, in der ein Organ zwar noch aus vererbten, sei es in ihm selber gelegenen, oder sei es von andern Teilen des Organismus ihm zugeführten, jedoch nicht funktionellen Ursachen wächst, aber andererseits doch schon durch kräftige Ausübung seiner Funktion zur Hypertrophie veranlaßt wird ('81, S. 180 und 181; '95a, I. S. 348, 804, II. S. 281 und '02).

Die Aufstellung dieser bezüglich der Ursachen verschiedenen Perioden ist an sich vollkommen unabhängig von der in der deskriptiven Entwicklungsgeschichte gemachten Einteilung des Entwicklungsgeschehens in die Perioden der Bildung der Keimblätter aus den Furchungszellen, der Organanlagen aus den Keimblättern, der geweblichen Differenzierung und der weiteren Ausbildung der Organe. Es wird viel Arbeit kosten, zu ermitteln, wie die Grenzen der Perioden ROUXs zu den Grenzen der letzteren Perioden dieser deskriptiven Einteilung liegen werden.

Aber nicht nur in der typischen, strikte normalen Entwicklung, auch bei vielen Änderungen in den Lebensbedingungen eines Organs oder Gewebes, bei mancher Störung zeigt sich die gestaltende Bedeutung der Funktion, indem sie einen ausgleichenden Umbau des Organs oder Gewebes verursacht. Die funktionelle Anpassung ist daher eine wichtige Art der morphologischen Selbstregulation der Lebewesen.

Es kann nicht die Aufgabe dieser Einleitung zu einer speziellen Untersuchung sein, auf die mannigfaltigen funktionellen Strukturen, wie sie am Blutgefäßsystem, den Muskeln, Drüsen, Knochen, bindegewebigen Organen usw. teils lange bekannt, teils in ihren feineren

Verhältnissen von Julius Wolff, Roux und andern beschrieben und analysiert worden sind, einzugehen. Wir wollen uns in dem Folgenden ausschließlich mit der funktionellen Anpassung des Bindegewebes befassen.

Das morphologische, zunächst nicht weiter zu zergliedernde funktionelle Element des faserigen Bindegewebes ist die Bindegewebsfibrille. Eine Anzahl nebeneinander liegender und durch eine geringe Menge Kittsubstanz verbundener Fibrillen bilden ein Fibrillenbündel oder eine Faser. Den Fasern sind in mehr oder weniger weiten Abständen voneinander angeschmiegt die fixen Bindegewebszellen, welche zur Entstehung der Fasern in einer noch nicht ausreichend aufgeklärten Beziehung stehen und vielleicht auch bei dem, jedenfalls nur geringen, Stoffwechsel der ausgebildeten Fasern irgendwie beteiligt sind. Die Fasern selbst können ihrerseits wieder zu Bündeln und Strängen zusammengefaßt und entweder zu verwirrten lockeren Geflechten oder zu regelmäßigen, mehr oder weniger festen Bildungen geordnet sein.

Die wesentliche Funktion der Bindegewebsfasern besteht darin, in ihrer Längsrichtung mechanischem Zug oder in der darauf senkrechten Richtung Druck Widerstand zu leisten. Dementsprechend besitzt die Bindegewebsfaser große Zugfestigkeit in ihrer Längsrichtung und eine (vielleicht etwas geringere) Druckfestigkeit in der queren Richtung. Druckfestigkeit in der Längsrichtung und Biegungsfestigkeit geht ihr fast vollkommen ab.

Um die ursächliche Bedeutung der Funktion bei der Bildung bindegewebiger Organe zu bestimmen, wird in erster Linie darüber Rechenschaft zu geben sein, ob und wie weit bindegewebige Organe in ihrem Aufbau Beziehungen zu der mechanischen Beanspruchung aufweisen. Roux hat schon im »Kampf der Teile« seine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet und die Struktur einiger bindegewebiger Häute analysiert.

Die Fascien, von denen schon K. v. Bardeleben ('81) vermutete, daß ihre Fasern die Richtungen stärksten Zuges einnehmen, zeigen meist zwei annähernd rechtwinkelig aufeinander stehende Fasersysteme, von denen (abgesehen von den Gelenkgegenden) das eine in der Richtung des Muskelzuges, das andre quer zu derselben steht. Nur die letzteren faßt Roux ('95, I. S. 180) als spezifische Fascienfasern auf, sie entsprechen den Richtungen stärkster Beanspruchung, welche der sich verdickende Muskel auf die umhüllende Haut ausübt, während das längsgerichtete System zumeist den Sehnen-

fasern gleichzusetzen ist. Es spricht sich hier, wie beim Knochen, eine Zerfällung der verschieden gerichteten Einwirkungen auf rechtwinkelige Komponenten stärkster Wirkung aus.

Eine Zerfällung vielfach gerichteter Beanspruchung auf zwei Richtungen stärkster Beanspruchung sieht ROUX auch in den beiden schräg sich kreuzenden Fasersystemen der Annuli fibrosi der Zwischenwirbelscheiben. Diese Fasern werden bei Torsion der Wirbelsäule nach rechts oder links abwechselnd gespannt, ferner bei der von ROUX erkannten Funktion der Zwischenwirbelscheibe als hydraulische Presse gleichzeitig beansprucht ('95a, I. S. 182).

Ferner deutet ROUX die im Perimysium internum beim Auseinanderziehen der Muskelfasern sichtbar werdenden, zwei spitzwinkelig sich kreuzenden Fasersysteme als Abscherungsfasern, weil sie einer Abscherung (Verschiebung) der Muskelfasern gegeneinander, wie sie bei nicht völlig gleichzeitiger und gleichmäßiger Kontraktion derselben stattfinden würde, Widerstand leisten ('95a, I. S. 182, 183).

Das Trommelfell zeigt in seinen beiden Hauptfasersystemen, dem radiären und dem zirkulären, bloß diejenigen Richtungen insubstantiiert, welche bei den Schwingungen desselben die stärksten Dehnungen auszuhalten haben. Im Bereich des Verlaufes des dem Trommelfell eingefügten langen Fortsatzes des Hammers ist das radiäre Fasersystem von der radiären Richtung rechtwinkelig zum Hammergriff abgelenkt, also in der günstigsten Richtung zur Übertragung der Schwingungen auf den Fortsatz, also wiederum in der Richtung stärkster Spannung, gleich wie bei den Radiärfasern, welche an das freie Ende des Fortsatzes sich anheften.

Die Sehnen und Bänder zeigen im großen und ganzen eine den Zugrichtungen entsprechende Anordnung ihrer Fasern. THÜRLER ('84) hat versucht, diesen Punkt genauer zu untersuchen. Doch ist hier noch eine feinere Analyse auf Grund der von ROUX aufgestellten Gesichtspunkte notwendig.

In den Semilunarklappen findet sich nach LUCHSINGER ('84) eine typische Anordnung der Bindegewebsfasern, die der mechanischen Beanspruchung entspricht.

Diese einfachen Fälle ließen sich noch häufen, und es ist gewiß eine dankbare Aufgabe, alle bezüglichen Bildungen auf ihre funktionelle Struktur genauer zu untersuchen und zusammenzustellen. Wir wollen jedoch hier nur noch auf das komplizierteste bindegewebige Organ hinweisen, das eine in wunderbarer Weise der überaus komplizierten Funktion vollkommen entsprechende Struktur besitzt. Es

ist dies die Schwanzflosse des Delphin, die von Roux ('83a) in eingehender Weise analysiert worden ist.

»Die Flosse besteht«, wie Roux ausführt, »in ihrem Grundstock aus drei Bindegewebsschichten, jederseits einer äußeren von bestimmt gebogenem, im allgemeinen radiärem Faserverlauf und einer mittleren aus lauter Lamellen gebildeten, deren Lamellen sowohl rechtwinkelig zur Flächenausbreitung der ersten Schichten, als in ihrem Verlauf auch zugleich allenthalben rechtwinkelig zu der so mannigfach gebogenen Faserrichtung derselben stehen. Die Lamelle selber besteht wieder aus zwei rechtwinkelig sich kreuzenden Fasersystemen, deren Verlauf an verschiedenen Stellen derselben Lamelle in typischer Weise variiert; und zugleich sind diese Lamellen noch in ganz bestimmter Weise durch ihnen parallel verlaufende Faserpaare untereinander verbunden!« Roux ermittelte sodann die Funktionsweise und Beanspruchung der Flosse und erörterte durch Bildung eines Modells, wie derselben mit dem so eigenartigen und beschränkt widerstandsfähigen Materiale der Bindegewebsfaser am besten zu genügen sei. »Es war mit Fasern, welchen bloß Zugfestigkeit in der Längsrichtung und Druckfestigkeit in dazu rechtwinkliger Richtung eigen ist, beim Fehlen jeder beanspruchbaren Druckfestigkeit in Längsrichtung und jeder Biegungsfestigkeit, ein Gebilde hervorzubringen, welches gerade diejenige Kombination von Druck-, Zug- und Abscherungsfestigkeit besitzt, durch welche allein Biegungsfestigkeit hergestellt werden kann. Diese Aufgabe wurde gelöst, indem wir immer die Fasern mit der Richtung der bezüglichen größten Widerstandsfähigkeit in der Richtung der größten abgeleiteten Beanspruchung legten; und es entstand so eine Struktur, welche durchaus die Typen der in der Flosse gefundenen wiederholte!« Es ergab sich ferner, daß »die gefundenen mannigfachen Verlaufsrichtungen der Fasern in der Flosse allenthalben den Richtungen ‚stärkster‘ Beanspruchung entsprechen, daß somit die ganze Konstruktion mit dem verwendeten Material das Maximum an Widerstandsfähigkeit leistet«.

Auch die genaueste Beschreibung von typischen Strukturen, die in ihrem Aufbau der Funktion vollkommen entsprechen, kann für sich allein einen genügenden Aufschluß über die Ursachen ihrer Entstehung und über die hierbei tätigen Wirkungsweisen nicht geben. Es bleibt stets neben der Frage, ob sie durch die Funktion entstanden seien, die andre offen, ob sie nicht durch von der Funktion unabhängige vererbte Bildungsweisen hergestellt worden sind.

Ferner bleibt, selbst wenn man der Funktion eine ursächliche Bedeutung zuschreibt, das Problem zu lösen, wie die Einwirkung der Funktion vorzustellen ist. Die einfachen funktionellen Strukturen des Bindegewebes, die Fascien- oder Trommelfellstruktur, könnte man vielleicht durch einfache mechanische Umordnung der Fasern durch den Zug entstanden sich vorstellen. Diese Denkmöglichkeit fällt hingegen bei dem höchst komplizierten Aufbau der Delphinflosse fort.

Das genaueste Studium der Embryonalentwicklung wäre vielleicht im stande, hier einige Hinweise zu geben. Jedoch ist bisher bei den Untersuchungen über die Histogenese des Bindegewebes der causale Gesichtspunkt selten zur Anwendung gekommen.

Als Erster hat wohl His ('65, '68, S. 201, und '74, S. 128) auf die Bedeutung mechanischer Einflüsse bei der Ausbildung bindegewebiger Organe während der Ontogenese hingewiesen. Er nimmt an, daß aus dem indifferenten Parablast da, wo ungleichmäßiger Druck oder Zug seitens der archiblastischen Nachbarteile auf ihn ausgeübt werden, Bindegewebe, der Beanspruchung gemäß geordnet, entsteht, wo dies nicht der Fall ist, Knorpel.

V. v. Ebner ('97) hat gleichfalls seine Aufmerksamkeit hierauf gerichtet. Er kommt bei seinen Arbeiten über die Entwicklung der Chordascheide der niederen Fische zu dem Resultat, daß die Bildung der Fibrillen erst durch das Vorhandensein einer orientierten Spannung hervorgerufen werde, weil diese Annahme direkt begreiflich mache, daß die Bindegewebsfibrille sofort in einer der funktionellen Aufgabe entsprechenden Richtung in die Erscheinung tritt.

Maas ('03) erwähnt im Anschluß an Mollier[1]), daß die scharf abschneidende Linie, die im erwachsenen Zustand den Muskel von der Sehne trennt, in der Entwicklung erst nach und nach entsteht. »Muskel- und Sehnenfaser entstehen aus einem kontinuierlichen Gewebe, jede Muskelfibrille geht kontinuierlich in eine Sehnenfibrille über; in einer ganzen Muskelfaser liegen aber diese Übergangsstellen zunächst nicht in gleicher Höhe, sondern in einer unregelmäßig gezackten Linie. Erst mit der weiteren Ausbildung bildet sich die scharfe Grenzlinie heraus. So läßt sich auch hier die gestaltende Wirkung der Funktion in die Ontogenese zurückverfolgen.«

Einige andre maßvergleichende Untersuchungen dringen tiefer in unser Problem.

---

[1]) Die von Maas zitierte Stelle ließ sich bei Mollier nicht auffinden, da Maas die betreffende Arbeit nicht angibt.

Roux erwähnt ('95a, I. S. 168), daß Sehnen und Gelenkbänder bei stärkerer Funktion dicker, jedoch nicht länger werden. Ferner fand er bei Muskelatrophie infolge von Ankylose des Kniegelenks eine starke Schrumpfung der Achillessehne ('95a, I. S. 629) und erkannte durch vergleichende Messungen in seiner Untersuchung über die Selbstregulation der »morphologischen« Länge der Skelettmuskeln des Menschen ('83b, '95 I.), daß die passende funktionelle Sehnenlänge sowie die Fiederung der Muskeln auf dem Wege der Selbstregulation ausgebildet werden können.

Triepel ('02 und '03) fand in seinen Untersuchungen über den Querschnittskoeffizienten des Muskels, daß, wenn sich der Querschnitt eines Muskels ändert, sich der Querschnitt der zugehörigen Sehne in gleichem Sinne, aber in geringerem Grade ändert, daß der Querschnitt einer Sehne zum Teil von der Tätigkeit des zugehörigen Muskels abhängig ist, zum andern Teil von Vererbung.

Eine sichere Lösung des Problems von dem Anteil der gestaltenden Leistung und von der Wirkungsweise der Funktion bei der Ausbildung bindegewebiger Strukturen läßt sich nur vom Experiment erwarten. Ich wollte daher auf Anregung des Herrn Geheimrat Roux die gestaltende Wirkung des Zuges auf Bindegewebe und auf noch indifferente, dem Bindegewebe entstammende Blasteme prüfen und stellte eine Reihe von verschiedenen Versuchen an, über welche ich kurz auf der Anatomenversammlung zu Halle berichtet habe ('02).

Bei der Anordnung und Verarbeitung dieser Versuche ging mein Bestreben entsprechend den oben (S. 189) unterschiedenen Perioden dahin, die durch die Funktion bewirkten Gestaltungsvorgänge von denjenigen zu sondern, welche durch vererbte, von der Funktion unabhängige Mechanismen bedingt sind, sowie andrerseits den »Sitz« der Gestaltungsursachen zu ermitteln, was von Roux in der Einleitung zu den Beiträgen zur Entwicklungsmechanik ('85, '95a II.) ganz allgemein als die nächste Notwendigkeit aller causal-morphologischen sive entwicklungsmechanischen Untersuchungen hingestellt worden ist. Das gilt sowohl für die typische Entwicklung, als auch für die regulatorische Entwicklung, in deren Gebiet unsre Versuche gehören.

Nach allerhand orientierenden Versuchen bin ich dazu gekommen, mit Tenotomiewunden zu experimentieren. Es zeigte sich aber auch dabei wieder, daß wir aus einem typischen Verlauf, hier der

Regeneration der Sehne, keine sicheren Schlüsse auf die Gestaltungsursachen, nicht einmal auf den Sitz derselben ableiten können, wie dies allgemein für jedes typische Gestaltungsgeschehen zutreffend ist.

Es erwies sich daher als notwendig, um sichere causale Schlüsse ableiten zu können, den Versuch der typischen Tenotomie mit verschiedenen andern Versuchen zu kombinieren, entsprechend dem Prinzip der Kombination verschiedener Experimente zur Ermittlung einzelner Gestaltungsursachen der Lebewesen (Roux, '92, S. 440; '95a, II. S. 89 u. 1015; '95b, S. 14).

Zunächst haben wir von den bisherigen Arbeiten über die einfache Tenotomie und die sich daran anschließenden über Sehnenplastik Kenntnis zu nehmen.

Die Autoren, die sich bisher mit der »Regeneration« der Sehne befaßt haben, hatten vor allem festzustellen gesucht, von woher das Ersatzgewebe stammt. Marchand ('01) hat die Ergebnisse dieser Untersuchungen in seinem Buche über den Prozeß der Wundheilung übersichtlich dargestellt und kommt danach und nach eignen Experimenten (S. 266) zu der Ansicht, daß die Hauptmasse der neugebildeten Zellen von dem lockeren Bindegewebe zwischen den Fibrillenbündeln und den Sehnenscheiden stammt, welche nach Art eines zellenreichen Callus von allen Seiten in den Defekt eindringen und sich anfangs noch ziemlich scharf von den durchtrennten Sehnen abgrenzen. Bald beginnen jedoch auch die Sehnenzellen selbst sich an der Bildung des jungen Gewebes, wenn auch weniger stark, zu beteiligen, und es ist dann nicht mehr im besondern zu entscheiden, welche Elemente von dem lockeren Gewebe und welche von den Sehnenzellen selbst abstammen. Seggel ('03) hat in einer neueren Arbeit die Beteiligung der Sehnenzellen an dem Heilungsprozeß als besonders bedeutsam hervorgehoben. Er gibt an, daß zuerst der Bluterguß durch Wucherung vom Peritoneum externum und internum organisiert werde, vom 6. Tage an setze die Regeneration der Sehne ein. Dadurch werde sekundär das primäre Ersatzgewebe durch Sehnenregeneration völlig zum Verschwinden gebracht. In meinen eignen Versuchen konnte ich wohl eine, etwa am 6. oder 7. Tage auftretende Beteiligung der Sehnenzellen an der Bildung des neuen Gewebes erkennen, wie sie auch Marchand annimmt, jedoch eine Verdrängung des von der Fascie, des Peritoneum externum und internum stammenden Gewebes im Sinne Seggels konnte ich nicht beobachten.

Die Frage, inwieweit bei der Ausbildung der »jungen Sehne« oder der »Sehnennarbe« der mechanische Zug eine Bedeutung besitzt, wurde von den meisten Autoren nicht, von einigen andern nur nebenher berücksichtigt.

Viering ('91) äußert sich folgendermaßen: »Je mehr sich die Fragmente vereinigen, je mehr die Sehne wieder als Ganzes in Wirkung tritt, um so mehr ordnen sich in dem Callus die Zellen, und zwar zunächst in der Achse, dann in der Peripherie dieser Zugrichtung entsprechend in parallele Reihen. Je unvollständiger nach der Heilung die alte Spannung wieder hergestellt wird, um so mehr behält das Gewebe seine sternförmigen Zellen und seine unregelmäßige Anordnung zu durchkreuzten Bündeln bei.« Der letzte Satz ist aber, nach den vom Autor mitgeteilten Beobachtungen zu schließen, nur eine Vermutung.

Enderlen ('93) machte keine völlige Durchtrennung der Achillessehne, sondern nur Incisionen und berichtet darüber folgendermaßen: »Am 10. Tage weicht der Verlauf der jungen Fibrillen noch ziemlich von der Richtung der alten Sehne ab.« Eine Erklärung hierfür sucht Enderlen in dem Verhalten der Sehne nach der Trennung. Die durchschnittenen Enden retrahieren sich infolge der aufgehobenen Spannung, und je nach der Lage, welche sie einnehmen, wird auch die Richtung des von ihnen produzierten neuen Gewebes sein. Am 35. Tage findet er, daß die Bündel, welche von einem Ende kommen, die des andern in der Verlängerung kreuzen würden. Am 70. und 75. Tage entspricht die Richtung der jungen Bindegewebsfasern der Richtung der Sehnenfasern. Diese Umordnung setzt Enderlen, soviel zu ersehen, auf Rechnung des Zuges des Musc. gastrocnemius.

Kümmel ('96) ersetzte bei einem Menschen einen Sehnendefekt durch einen Seidenfaden. Wochen nach der Operation starb Patient an Aneurysma. Die mikroskopische Untersuchung der Sehnenplastik ergab einen den Seidenstrang umschließenden, die Sehnenstümpfe verbindenden, derben Bindegewebsstrang. Die Seidenfäden sind das Spalier, an welchem das Bindegewebe emporwächst. Die Richtung der Fasern wird nicht weiter beschrieben.

Schradieck ('00) und mit ihm sein Lehrer Ricker ('01) beobachteten nach Tenotomie der Achillessehne zwar auch Proliferationserscheinungen, glauben aber, daß die grobe Masse, der Grundstock der neuen Sehne, von dem zwischen die Sehnenstümpfe gleich anfangs rein mechanisch durch den Zug des Muskels hineingezerrten fascialen und lockeren Bindegewebe geliefert werde. Die fibrilläre Substanz

dieses Gewebes vermehrt sich rasch durch Bildung neuer Fibrillen und Verdickung alter, unter dem Einfluß des dem Trauma folgenden Ödems.

Diese Ansicht von der untergeordneten und nebensächlichen Bedeutung der Zellproliferation steht mit vielen andern Untersuchungen über diesen Gegenstand und mit meinen eignen Beobachtungen im Widerspruch und ist schon von SEGGEL ('03) zurückgewiesen worden.

SCHRADIECK beschreibt ferner folgenden Versuch: Der Musculus triceps brachii wurde an seinem Ansatze abgetrennt, »die Retraktion bei der Operation selbst betrug höchstens $^1/_2$ cm. Bei der Sektion, 83 Tage später, findet sich der Muskel in seiner Längsachse stark verkürzt ...; dem letzten Drittel der Humeruslänge entspricht eine mit der Unterlage verwachsene und ihr reliefartig aufliegende, im übrigen völlig gut ausgebildete drehrunde Sehne von 2,5 cm Länge. Mikroskopisch betrachtet ist sie sehr zellarm und unterscheidet sich nur durch leichte Unregelmäßigkeiten und geringe Differenzen in der Dichtigkeit und Dicke der fibrillären Elemente von einer normalen Sehne. Hier ist also durch den Zug des sich retrahierenden Muskels eine normalerweise gar nicht vorhandene Sehne aus der bindegewebigen und fascialen Umgebung des Muskels herausdifferenziert worden.«

LANGE ('02) machte Sehnenplastiken bei Menschen, indem er Seidenfäden von einem Muskel zu einem Knochenpunkte führte und dort annähte. Er berichtet darüber: »Wenn 2—3 Monate nach der Operation der Gipsverband abgenommen wurde, fühlten sich die seidenen Sehnen zunächst gerade so dick an, wie unmittelbar nach der Operation; wenn der verpflanzte Muskel aber einige Wochen gearbeitet und die seidene Sehne angespannt hatte, wurde dieselbe dicker und dicker. Seidene Sehnen, die ursprünglich nur stricknadelstark waren, erreichten allmählich (NB. durch angelagertes junges Bindegewebe) die Stärke eines Bleistiftes oder kleinen Fingers. Der Einfluß der Funktion macht sich stets in ganz auffallender Weise geltend, und es wurde dadurch schon wahrscheinlich, daß eine seidene Sehne, die funktionell beansprucht wird, sich bei der Einheilung ganz anders verhält als eine seidene Ligatur, die doch stets ein toter Fremdkörper im lebenden Gewebe bleibt.«

LANGE konnte einmal die histologische Untersuchung des angebauten Gewebes $2^1/_2$ Jahre nach der Operation vornehmen. Es ergab sich, daß in den zentralen, dem seidenen Strang naheliegenden

Schichten der Aufbau des Gewebes identisch mit dem einer normalen Sehne war. Die Bindegewebsfasern waren parallel angeordnet; elastische Fasern und Gefäße fehlten fast völlig. In den peripheren Schichten sind die Zellen und Fasern die gleichen wie die einer Sehne; aber außerdem finden sich Gefäße und hier und da Fettzellen dazwischen eingesprengt.

Seggel ('03), dem meine Versuche unbekannt geblieben waren, hat sich ebenfalls mit der Bedeutung der Funktion für die Bildung der Narbe nach Tenotomie der Achillessehne beschäftigt. Er versuchte bei einigen Tieren durch einen Schienenverband, der bis zum Tode des Tieres belassen wurde, die Wirkung der Funktion auszuschalten. Obgleich er selbst zugibt, daß eine völlige Immobilisierung der Extremität nicht möglich war, zieht er doch ziemlich weitgehende Schlüsse aus seinem Befunde. Er fand bei einer 70 Tage alten Narbe, die bei Anwendung des Schienenverbandes entstanden war, einen geringeren Fibrillenreichtum wie in einer 70 Tage alten Narbe, auf welche während der letzten 40 Tage der normale Muskelzug eingewirkt hatte. Diesen quantitativen Unterschied bezieht er auf das Fehlen resp. Vorhandensein des Zuges. Aus seinen Versuchen schließt Seggel ferner, daß die Sehnenregeneration vollkommen unabhängig von der funktionellen Beanspruchung einsetzt und eine den Sehnenzellen absolut an und für sich von Anfang an innewohnende Eigenschaft sei. Die mechanischen Momente kommen erst bei der sekundären Ausbildung der neuen Sehne zu einem ihrer Funktion entsprechenden Organ in Betracht, vor allem in bezug auf die quantitative Vermehrung des einmal angelegten Gewebes. — Diese Folgerung ist wohl weniger stark zuungunsten der Funktion gemeint, als es auf den ersten Blick erscheint. Wahrscheinlich will wohl Seggel nur hervorheben, daß die Proliferation der Sehnenzellen und die Differenzierung der jungen Zellen unabhängig von mechanischer Beanspruchung ist. Ob er die Anordnung der neuen Fasern zu parallelen in der Zugrichtung liegenden Strängen von der Zugrichtung abhängig macht, wird nicht ganz klar; außerdem sind seine Versuche nicht zureichend, um diese Frage zu entscheiden. Seggel führte auch Sehnenplastiken aus, indem er ein Stück aus der Achillessehne herausschnitt und die Stümpfe durch einen Seidenfaden verband. Bei einigen Tieren blieb dabei die Retraktion der Stümpfe bestehen, sie bekamen einen Pappschienenverband bis zu ihrem Tode. Bei den andern wurden die Sehnenstümpfe durch den den Defekt ersetzenden Seidenfaden angespannt, ein Pappschienenverband wurde nur für die ersten 28 Tage angelegt.

In beiden Versuchsreihen fand SEGGEL Neubildung einer jungen parallelfaserigen Sehne. Auch hier kommt er zu dem Schluß, daß die Spannungsverhältnisse und der Einfluß der Funktion für die anatomische Gestaltung der Narbe im eigentlichen Sinne vollständig belanglos sind. Diese Momente könnten nur eine quantitative Änderung des Substrates, nicht den qualitativen Charakter desselben bedingen. Ob SEGGEL unter dem qualitativen Charakter auch die Richtung und Anordnung der Fasern versteht, ist auch hier nicht zu ersehen. Daß der Pappschienenverband die Funktion nur herabsetzen, nicht aber ausschalten kann, hat SEGGEL übersehen.

BORST ('03), der die letzte Arbeit über Sehnenregeneration geliefert hat, spricht sich folgendermaßen über die Bedeutung der Funktion bei diesem Prozesse aus: Die Reichlichkeit der Fibrillenbildung und vor allem auch die Ordnung der neugebildeten Faserbündel unterliegen mechanischen Einflüssen. Aber auch die topographische Verteilung des Neubildungsprozesses, die Intensität der Proliferation, die prozentuale Bestimmung der Bindegewebs- und Sehnenwucherung sind von mechanischen Bedingungen abhängig. — Diese Resultate lassen sich allerdings nicht mit genügender Sicherheit durch die mitgeteilten Tatsachen stützen und sind zum Teil mehr vermutungsweise gewonnen.

BORST sah ferner in einem Falle einen (offenbar lymphatischen) Spaltraum, der die operierte Sehne von dem umgebenden gewucherten Bindegewebe trennte. Die funktionelle Inanspruchnahme der verheilten Sehne dürfte nach BORST auch auf die Entwicklung dieses Spaltraumes von Einfluß gewesen sein. Es kommt dadurch nach BORST also gelegentlich zur Bildung einer Art von Sehnenscheide.

Eigne Experimente.

A. Anatomie des Operationsgebietes.

Bevor wir uns zu der Besprechung der Experimente selbst, die sämtlich an Kaninchen ausgeführt wurden, wenden, müssen wir kurz die anatomischen Verhältnisse des Operationsgebietes schildern. Wir folgen dabei nicht der Darstellung KRAUSES ('84), auch nicht der SCHRADIECKS, die sich der KRAUSEschen Schilderung anschließt, sondern der sehr klaren Dissertation von KARL HAACK ('03).

Der Hauptstrang der Achillessehne wird von den beiden Köpfen des Musculus gastrocnemius geliefert. Diesem Hauptstrang schließt

sich von vorn her die Sehne des Musculus soleus an, der, bedeckt vom lateralen Gastrocnemiuskopf, am Capitulum und ersten Drittel der Fibula entspringt und im distalen Drittel des Unterschenkels in seine starke Sehne übergeht. Der Achillessehne liegt dicht an die zu ihr zu rechnende Sehne des Musculus flexor dig. sublimis (Musculus palmaris von KRAUSE). Der Musculus flexor dig. sublimis liegt als starker, fast spindelförmiger Muskel vor (ventral von) dem Musculus gastrocnemius. Er entspringt am Condyl. lat. ossis femoris und dem lateralen VESALschen Sesambein und geht noch im ersten Drittel des Unterschenkels in seine Sehne über, die anfangs vor (ventral von) der Achillessehne liegt, dann hinter (dorsal) dieselbe tritt und zum Calcaneus geht; sie setzt sich dann als Flexor dig. brevis auf die plantare Fläche des Metatarsus fort. Die Achillessehne wird von der Fascia cruris, die den ganzen Unterschenkel einhüllt, bedeckt. Diese Fascia cruris sendet ein queres Dissepiment zwischen die Achillessehne und die tiefe Flexorenmuskulatur, so daß die Achillessehne in eine ringsum geschlossene Röhre zu liegen kommt. Sehr bedeutungsvoll ist für die folgenden Versuche, daß in diese Fascie einige kräftige Muskeln ausstrahlen. Der Musculus biceps femoris (im engeren Sinne) stellt einen breiten flachen, auf der lateralen Seite des Oberschenkels gelegenen Muskel von relativ geringem Dickendurchmesser dar, welcher sich vom Sitzbein unter steter Verbreiterung nach unten erstreckt. Er entspringt mit zwei innig verwachsenen Köpfen am Tuber ischii, geht dann nach der lateralen Seite des Kniegelenks und der Tibia zu und läuft hier in eine breite Aponeurose aus, die mit der Fascia lata und cruris verschmilzt und am Lig. rect. patellae, an der Patella selbst und an der Cristae tibiae, sowie an der medialen Seite vom proximalen Tibiadrittel sich inseriert. Aus seinem caudalen Rand löst sich noch ein weiteres Sehnenblatt los, das sich, indem es ebenfalls mit der Fascia cruris verschmilzt, am Tuber calcanei inseriert und zur Unterstützung der Achillessehne beiträgt.

Der Musculus abductor cruris post. entspringt an den Proc. transv. des 1. und 2. Schwanzwirbels, zieht fußwärts über die laterale Fläche des Musculus gastrocnemius lateralis und verschmilzt mit dem Musculus biceps femoris, so daß er mit ihm verwachsen teils an die Crista tibiae geht, teils in die Fascia cruris ausläuft. Der Musculus semitendinosus (KRAUSES Musculus semimembranosus) entspringt bedeckt vom Musculus biceps fem. am lateralen und ventralen Rande des Tuber ischii und wendet sich zuerst auf die hintere, dann

auf die mediale Schenkelfläche; nachdem er über den medialen Kopf des Musculus gastrocnemius hinweggezogen, geht er in eine breite Sehne aus, die teils an der medialen Fläche der Crista tibiae endet, teils mit der Sehne des Musculus gracilis verschmilzt, in die Unterschenkelfascie[1]) übergeht und durch diese in Form eines verdickten Fascienstranges am Tuber calcan. endet.

B. Die Versuchsreihen.

Um ein Urteil über die Bedeutung des mechanischen Zuges für die Bildung des Bindegewebes zu gewinnen, wurden folgende Versuchsreihen angestellt. Erstens: einfache Tenotomie bei Belassung des normalen Muskelzuges. Zweitens: Tenotomie mit Neurektomie des Nervus ischiadicus. Drittens: Tenotomie nach vorheriger Exstirpation resp. Excision der an die Achillessehne und die sie bedeckende Fascie ansetzenden Muskulatur. Viertens: Tenotomie und Muskelexstirpation wie sub 3, dazu: Anbringen eines queren Zuges auf das junge Keimgewebe zwischen den Sehnenstümpfen.

I. Einfache Tenotomie.

Es mag nach den erst jüngst erschienenen Arbeiten von Seggel ('03) und Borst ('03) überflüssig erscheinen, die Entwicklung der Sehnennarben noch einmal zu studieren. Wenn die genannten Autoren auch die Bedeutung des Zuges für die Ausbildung der Narbe berücksichtigt haben, so stand ihnen dieser Gesichtspunkt doch nicht im Vordergrunde, und seine theoretische Bedeutung lag ihnen gänzlich fern. Hier ist im Gegenteil das Augenmerk ausschließlich auf diesen Punkt gerichtet und gerade dadurch einige neue Tatsachen ermittelt worden. Die Frage nach der Herkunft der Zellen, die von Seggel und Borst eben erst geprüft wurde, ferner das Mitosen-, das Specifitätsproblem von Bindegewebs- und Sehnenzellen, das Yamagiva ('94) und Borst ('03) beschäftigte, werden wir nicht erörtern. Auch mit der Schlummerzellentheorie von Grawitz können wir uns nicht beschäftigen.

Versuchsanordnung.

Unter aseptischen Kautelen Längsschnitt durch die Haut an der lateralen Seite der Achillessehne. Die klaffenden Wundränder werden

[1]) Es ist hiernach klar, daß die Fascia cruris eher eine Aponeurose als eine Fascie (»Muskelbinde«) darstellt.

mit der linken Hand in querer Richtung auseinander gezogen, so daß die Achillessehne mit der sie deckenden Fascie von oben und von beiden Seiten sichtbar und zugänglich wird. Kleiner Längseinschnitt in die laterale Seite der Fascie. Durch die so geschaffene Öffnung wird eine Hohlsonde ventral unter die Achillessehne quer durchgeführt; die auf der medialen Seite wieder auf Fascie stoßende Hohlsonde wird durch eine kleine Gegenincision an dieser Stelle befreit und durch diese zweite kleine Fascienwunde herausgeschoben. Die auf diese Art abgehobene Achillessehne wird nun mitsamt der sie deckenden Fascie in querer Richtung durchschnitten. Das ventrale Fascienblatt wird ähnlich wie es SCHRADIECK tat, so weit, wie es ohne Verletzung der großen Gefäße und Nerven möglich ist, incidiert. Dann Hautnaht, die mit Jodoform-Kollodium bedeckt wird. Ein Verband wird nicht angelegt. Das Tier läuft sofort nach der Operation in seinem Stall umher.

Nach 3, 5, 8, 9, 10, 12, 15, 20, 30, 40, 50 und 60 Tagen wurden die Tiere getötet, die ganze Sehnennarbe im Zusammenhang mit den Sehnenstümpfen herausgeschnitten und orientiert auf eine Korkplatte gesteckt. Die Fixation geschah durch Formol 4% mit oder ohne Nachbehandlung mit TELYESNITZKYscher Flüssigkeit (Kalium bichr. 3% 100,0, Eisessig 5,0). Die Objekte wurden unzerschnitten in Celloidin (2—3 Monate lang) eingebettet und unzerstückelt in 30—40 μ dicke Längsschnitte meist in frontaler, einige Male auch in sagittaler Richtung zerlegt. Nur bei den Objekten der älteren Stadien wurde vor dem Mikrotomieren eine quere Teilung in drei Stück vorgenommen. Zur Färbung wurde Hämatoxylin-Eosin angewendet.

Die unmittelbaren Folgen der Operation sind sehr sinnfällig:

Erstens: die Stümpfe der durchschnittenen Sehne ziehen sich ein bedeutendes Stück voneinander zurück, der obere Stumpf durch den Muskelzug, der untere durch das Herabsinken des Fersenhöckers beim Hocken und Laufen. Die Stumpfenden der einzelnen Teilsehnen bleiben dabei nicht genau gleichmäßig in derselben Ebene. Es zeigt sich sowohl am oberen wie am unteren Stumpf eine ungleiche Retraktion derselben.

Zweitens: die durchschnittene Fascie folgt nicht in entsprechender Weise. Sie besitzt noch feste Verbindung nach der Vorderseite des Unterschenkels (die Fascia cruris umhüllt ja den ganzen Unterschenkel), die sie nicht so weit zurückweichen läßt, wie die durchschnittenen Sehnenstümpfe es tun.

Drittens: in den Zwischenraum zwischen den beiden Stümpfen

erfolgt ein mäßiger Bluterguß. Wir wollen diese den Zwischenraum erfüllende Blutmasse nebst dem, was sich ihr beimengt und was in der nächsten Zeit in sie eindringt, so lange mit dem Worte »Zwischenmasse« bezeichnen, bis sie völlig oder fast völlig von Zellen verdrängt ist.

Viertens: es werden durchschnittene Fasern der Fascien in die Zwischenmasse hineinverlagert.

Im folgenden sollen die einzelnen Entwicklungsstadien der einfachen Sehnennarbe dargestellt werden.

3 Tage alte einfache Tenotomienarbe.

Aut einem frontalen Längsschnitt (Fig. 1) durch das ganze Objekt erkennt man, daß die Sehnenstümpfe um 22 mm auseinandergewichen sind. Die der Zwischenmasse zugekehrten Stumpfenden sind nicht glatt, sondern unregelmäßig, entsprechend der oben beschriebenen ungleichmäßigen Retraktion der einzelnen Teilsehnen. Die Zellen der Sehnenstümpfe sind bedeutend vermehrt. Ein großer Teil dieser neu aufgetretenen, jungen Zellen ist den Sehnenfasern eng angeschmiegt und ihr Zellkörper in dem dichten Gewebe auf den 30 μ dicken Schnitten nicht deutlich in ihrer Form zu erkennen. Die Kerne sind länglich oval wie die typischen Kerne der Spindelzellen, und die Längsachsen dieser Kerne sind einander und den Sehnenfasern parallel gerichtet. Daneben sind aber auch in den Interstitien gröberer Sehnenbündel reichlich Häufchen oder mehr diffus verteilte Mengen von polymorphen [1]), nicht gerichteten Zellen vorhanden.

Die Fascie hat sich, wie man es in diesem Stadium auch auf dem Schnitte noch deutlich erkennen kann, bedeutend weniger weit zurückgezogen als die Sehnenstümpfe. Sie klafft von X zu X. Ihre Struktur, bestehend aus zwei rechtwinkelig sich kreuzenden Fasersystemen, ist auf manchen Schnitten, besonders da, wo die Fascie flächenhaft getroffen ist, noch deutlich. Auf dem in Fig. 1 abgebildeten Frontalschnitt ist an vielen Stellen durch die Auflockerung diese Struktur etwas verwischt. Die Längsfasern sind ohne Mühe

[1]) Die vielgestaltigen Zellen des Granulationsgewebes sind nach ihrem färberischen Verhalten und ihren feinsten Struktureigentümlichkeiten in verschiedene Klassen geteilt worden, zuletzt in sehr glücklicher Weise von Maximow. Es war mit den für meine Arbeit gesteckten Zielen technisch nicht wohl vereinbar, eine färberische Analyse der jungen Zellen durchzuführen. Um nun die vielgestaltigen undifferenzirten Zellen des jungen Bindegewebes von den etwas differenzierteren Sternzellen und den weiter differenzierten Spindelzellen zu trennen, wurden sie »polymorph« genannt.

zu erkennen (bei *l.Ff.*), auch quergetroffene Querfasern sind an manchen Stellen (bei *q.Ff.*) gut zu sehen.

Die vier sich auf dem Schnitte darstellenden Fascienteile (oben-medialer, oben-lateraler, unten-medialer, unten-lateraler Fascienteil) zeigen eine Vermehrung ihrer Zellen, besonders die beiden oberen, weniger die beiden unteren. Die jungen Zellen sind zum größten Teil, besonders in dem oberen lateralen Fascienstück, Spindelzellen, die den Fasern parallel gerichtet sind. Daneben finden sich noch die bekannten vielgestaltigen, polymorphen Zellen des Wundgewebes. An den unteren beiden Fascienstücken kann man (bei *verl.F.*) beobachten, wie sich Fascienfasern mit dem freien durchschnittenen Ende in die Zwischenmasse hineingelegt haben.

Die Zwischenmasse besteht zum größten Teil aus einem Blutcoagulum. Man findet ausgebreitete Fibringerinnsel (*Fbr.*), die sich auf einem Schnitt als Netzwerk, auf der Schnittserie jedoch als vollständig oder unvollständig geschlossene Kapseln darstellen. In diesen Kapseln liegen Haufen von zusammengebackenen, zerfallenden roten Blutkörperchen (*Blk.*). In einige dieser Kapseln sind Scharen von polynucleären Leukocyten und polymorphe Zellen eingedrungen (bei Z_1).

Da wo die vier Fascienstücke voneinander klaffen, hat sich Blutcoagulum und lockeres subcutanes Gewebe in die Zwischenmasse gelegt; auch hier sind die Zellen vermehrt, vielgestaltig, stern- und spindelförmig (bei Z_2).

In dem weiteren Verlauf der Beschreibung werden wir es unterlassen, auf eine Reihe von konstant wiederkehrenden Erscheinungen hinzuweisen. So werden wir den weiten Abstand der Stümpfe nicht immer von neuem betonen. Es soll nur noch hier erwähnt werden, daß dieser Abstand in den verschiedenen Narben unregelmäßig um einige Millimeter variiert. So zeigt eine 5 Tage alte Narbe einen Abstand von 19 mm, eine 8 Tage alte Narbe einen solchen von 25 mm, eine 9 Tage alte Narbe einen solchen von 22 mm, eine 10 Tage alte Narbe einen solchen von 22 mm, eine 12 Tage alte Narbe einen solchen von 16 mm, eine 20 Tage alte Narbe einen solchen von 25 mm und so fort.

Ferner werden wir den Befund der Zellen in den Sehnenstümpfen nicht mehr berühren; denn es bleibt eine konstante Erscheinung, daß, wie es eben beschrieben wurde, die meisten neu auftretenden Zellen den Sehnenfasern dicht angeschmiegt sind und daß sie einen charakteristischen Spindelkern haben, dessen Achse den Sehnenfasern

parallel gerichtet ist, daß aber daneben, und zwar meist in den Interstitien gröberer Sehnenbündel, diffus und in Häufchen polymorphe Zellen und Rundzellen vorkommen.

Schließlich sei hier ein für allemal hervorgehoben, daß in allen Stadien die Stumpfenden der Teilsehnen nicht gleichmäßig nebeneinander stehen, sondern daß sie, wie oben schon gesagt, sich ungleichmäßig zurückziehen, und daß dabei oft ein überragendes Teilsehnenende sich über ein weiter retrahiertes lehnt und schräg in die Zwischenmasse hineinsieht (wie in Fig. 2 bei *u.St.*).

Wir kommen nun zu der Beschreibung der

5 Tage alten Sehnennarbe.

Auf einem frontalen Längsschnitt eines solchen Objekts (Fig. 2) können wir schon einen merklichen Fortschritt beobachten. Das Blutcoagulum bildet zwar noch den größten Teil der Zwischenmasse, doch erscheint es geringer als in dem vorhergehenden Fall. Indessen soll hierauf der Schwerpunkt nicht gelegt werden; es mag ja sein, daß von Anfang an der Bluterguß geringer war. Das Coagulum stellt sich hier, wie in dem vorigen Fall, als ein System von unregelmäßigen, nicht immer völlig geschlossenen Fibrinkapseln dar (bei *Fbr.*), die feinkörnig geronnene Massen (auf der Figur nicht eingezeichnet) und rote Blutkörperchen (bei *r.Blk.*) enthalten. Außerdem finden wir polynukleäre Leukocyten und polymorphe Zellen in ihnen (bei *Z.*).

Die Fascie zeigt die ihr eigentümliche Struktur, wenn auch durch die Entspannung etwas verzerrt, an der lateralen Seite des äußeren Stumpfes flächenhaft getroffen sehr deutlich (*q.Ff.*). Die Längsfasern sind sowohl oben wie unten eine Strecke weit neben der Zwischenmasse zu erkennen (bei *l.Ff.*). In die Zwischenmasse hineinragende Fasern sind auf der medialen Seite etwas über dem unteren Stumpfe (bei *verl.F.*) zu sehen. Auch oben und lateral stoßen Längsfasern mit ihren durchschnittenen Enden gegen die Fibringerinnsel, indem sie sich leicht nach der Zwischenmasse hinneigen.

Die Fascie ist überall stark von jungen Zellen erfüllt. Die Zellen sind vorwiegend den Längsfasern gleichgerichtete Spindelzellen. Auch an den Querfasern der Fascie und zwischen ihnen sind diesen gleichgerichtete Spindelzellen in vermehrter Zahl vorhanden. Daneben finden sich in verschiedener Menge die dem Wundgewebe eigentümlichen Zellen. Die Durchtrennungsstelle der Fascie ist hier nicht mehr kenntlich. Offenbar haben sich die Fascienstücke weniger weit

zurückgezogen, und die Lücke hat sich mit längsgerichteten Spindelzellen ausgefüllt.

Es sind also jetzt auf dem Längsschnitte zu beiden Seiten der Zwischenmasse zwei ununterbrochene Stränge zu beobachten, zum größten Teil aus längsgerichteten Elementen bestehend — den Längsfasern der Fascie und den jungen neugebildeten, ihnen parallelen Spindelzellen — zu einem ganz kleinen Teil aus queren Elementen bestehend, den queren Fascienfasern und den ihnen gleichgerichteten vermehrten Spindelzellen. Diese Stränge sollen im folgenden »Seitenstränge« genannt werden.

Von besonderer Wichtigkeit ist es nun, das Grenzgebiet zwischen den Seitensträngen und der Zwischenmasse zu beobachten. An mehreren Stellen sieht man Spindelzellenbündel von den Seitensträngen in die Zwischenmasse einstrahlen, häufig in der Verlängerung von verlagerten Fascienfasern, aber auch unabhängig von solchen. Am unteren Stumpfe (Fig. 2) biegen sowohl an der medialen als lateralen Seite aus den Seitensträngen über das untere Stumpfende proximalwärts fort zwei zierliche Bündel von Spindelzellen (*p.w.*) in die Zwischenmasse hinein. Ähnlich verlaufen von oben nach unten, hier in der Fortsetzung der in der Zwischenmasse verlagerten Fasern (*verl.F.*), auf der medialen Seite distalwärts Spindelzellen in die Zwischenmasse (bei *d.w.*). Auf der lateralen Seite finden wir dicht unterhalb der Mitte Spindelzellen aus den Seitensträngen von oben schräg nach innen und unten gegen das Coagulum und weiter unten gegen den unteren Stumpf ausstrahlen (*d.w.*).

Diese aus den Seitensträngen in die Zwischenmasse einstrahlenden Spindelzellenbündel sind in den ersten Stadien, vom 5.—10. Tage etwa, konstante Erscheinungen. Man kann sie nach ihrer Verlaufsrichtung in zwei Typen teilen, in proximalwärts und distalwärts aus den Seitensträngen in die Zwischenmasse einstrahlende Bündel.

8 Tage alte Narbe.

Betrachten wir den frontalen Längsschnitt, der in Fig. 3 dargestellt ist. Das Blutcoagulum ist noch in bedeutender Masse vorhanden, doch reicht es nicht mehr bis an die Stumpfenden; aber es zeigt eine starke Ausdehnung in die Breite. Im übrigen trägt es dieselben Charaktere, wie sie oben beschrieben worden. Die Erfüllung mit polynukleären Leukocyten und polymorphen Zellen ist an einigen Stellen ziemlich bedeutend. Bei Z_1 und Z_2 liegen diese Zellen in

großen Haufen in einer unten nach dem Gewebe zu offenen Fibrinkapsel. In den andern Fibrinkapseln liegen zerstreut Sternzellen.

Die Fascie hat ihr Aussehen verändert. Sie ist nicht nur stärker mit jungen Spindelzellen erfüllt, sondern auch ihre Bindegewebsfasern werden mehr und mehr undeutlich. Längsfasern erkennt man nur noch an den äußeren Randpartien und an einigen Stellen, wo sie verlagert sind (*verl.F.*). Querfasern finden sich deutlich noch in der Nähe des oberen Stumpfes, lateral im Längs- und Querschnitt, medial im Querschnitt (bei $q.Ff._1$, $q.Ff._2$ und $q.Ff._3$). Die alten Bindegewebsfasern schwinden mit dem Zunehmen der jungen Spindelzellenmasse. Die interessante Frage, wo sie eigentlich bleiben, ob sie zugrunde gehen und resorbiert werden, oder ob sie von den jungen Zellen an Ort und Stelle verarbeitet werden, können wir nicht beantworten. ENDERLEN hat an den Sehnenstümpfen eine ähnliche Verdrängung der alten Fasern beschrieben; wir werden hierauf weiter unten zurückkommen.

Die Seitenstränge sind in den mittleren zwei Dritteln gut als ziemlich breite Stränge dichter, im großen und ganzen längsgerichteter Spindelzellen ausgeprägt. In der Nähe des oberen Stumpfes sind, wie schon erwähnt, quere Fascienfasern in sie verwoben. Unten und lateral zeigt der Seitenstrang ein weniger festes Gefüge, wenige unterbrochene Längsfaserbündel (bei *l.Ff.*) und mehrere Querfaserbündel in Längs- und Querschnitt (bei $q.Ff._4$). Wahrscheinlich hat hier bei der Operation eine eingreifendere Störung stattgefunden.

Aus den Seitensträngen ziehen reichlich proximalwärts und distalwärts strahlende junge Spindelzellenbündel in die Zwischenmasse (bei *p.w.* und *d.w.*) und durchflechten sich zum Teil. Ganz wenige kleine Spindelzellenbündel haben einen diesem Typus nicht entsprechenden unregelmäßigen Verlauf (bei *B*).

Bis hierhin ergab die Beschreibung einen Zustand ähnlich wie in dem vorhergehenden Fall, nur ausgeprägter. Es kommt jetzt als neu hinzu, daß aus den Sehnenstümpfen selbst Spindelzellbündel, wenn auch nur erst in geringem Umfange, in die Zwischenmasse ziehen. Diese Bündel halten im allgemeinen die Richtung der Sehnenbündel ein, aus welchen sie hervorgehen. Am oberen Stumpf ist dieser Vorgang schon ziemlich lebhaft und am unteren nur erst auf einen kleinen Strang beschränkt, an welchen sich eines der oben erwähnten unregelmäßigen Bündel (*B*) anschließt.

Die Zwischenmasse in der Nähe des unteren Stumpfes besteht, abgesehen von den besprochenen einstrahlenden Fasern, aus jungen Bindegewebszellen, die zum größten Teil keine regelmäßige Anord-

nung haben, sondern mit ihren Fortsätzen in beliebigen Richtungen liegen. Nur ein locker gefügtes, von unten nach oben verlaufendes Bündel paralleler Spindelzellen läßt sich zwischen ihnen erkennen (bei *gr.*). Die Zwischenmasse zwischen Bluterguß und oberem Sehnenstumpf besteht, abgesehen von den besprochenen einstrahlenden Zellbündeln, aus Sternzellen und polymorphen Zellen (bei Z_3).

Wenn in der Beschreibung dieses Falles von Spindelzellbündeln gesprochen wurde, so ist dem noch hinzuzufügen, daß diese Spindelzellen mit der Bildung junger Fibrillenbündel begonnen haben.

Die Durchflechtung der distalwärts und proximalwärts strahlenden Bündel kann noch bedeutend ausgeprägter sein als auf dem eben beschriebenen Schnitt, doch ist der Typus immer derselbe.

In der untersuchten 9 Tage alten Narbe zeigen sich sehr ähnliche, nur noch mehr vorgeschrittene Verhältnisse. Das Blutcoagulum ist hier nur noch unbedeutend. Es besteht aus Fibrinkapseln, in denen außer einigen wenigen Leukocyten Sternzellen in regelloser Anordnung liegen.

Die Seitenstränge sind gut ausgebildet, sie bestehen aus dichten Mengen längsverlaufender Spindelzellen und jungen, von diesen ausgeschiedenen Fibrillenbündeln. Die alten Fascienfasern sind nur noch hier und da zu erkennen.

Die Systeme der distalwärts und proximalwärts strahlenden Bündel sind reichlich vorhanden. Die Sehnenstümpfe selbst geben hier schon in ausgedehnterer Weise als in dem vorigen Fall jungen, meist längsverlaufenden Spindelzellbündeln den Ursprung. An beiden Stümpfen ist es oft nur ein mittlerer Strang, der die gerade Richtung nach unten eine kurze Strecke einhält, um dann ein wenig verbreitert auszustrahlen und sich zu verlieren. Die aus den seitlichen Randfasern der Sehnenstümpfe kommenden jungen Längsbündel biegen oft wie die ihnen anliegenden distalwärts strahlenden Bündel der Seitenstränge nach der Zwischenmasse zu um. Sagittalschnitte einer 9 Tage alten Narbe ergaben ähnlichen Befund.

In einer 10 Tage alten Narbe (Fig. 4) sind von dem Bluterguß nur noch geringe Reste vorhanden. Der ganze Raum ist von großen Mengen Spindelzellen mit jungen Fibrillen erfüllt. Aus den mächtigen Seitensträngen strahlen distalwärts und proximalwärts ziehende und sich stellenweise sehr innig verflechtende Bündel in die Zwischenmasse ein, die jetzt in der Nähe der Stümpfe nur noch aus durchflochtenen Spindelzellsträngen besteht. Aus den Sehnenstümpfen selbst wachsen kräftige Stränge heraus, annähernd in der Richtung von oben

nach unten oder umgekehrt. Doch kann man oft beobachten, daß die seitlichen Fasern der Sehnenstümpfe nach der Zwischenmasse umbiegende oder einstrahlende Bündel hervorgehen lassen, und daß aus verbogenen Sehnenbündeln auch an andern Stellen junge Fibrillenbündel in der Richtung dieser Verbiegung herauswachsen. Wir sehen somit in der 10 Tage alten Narbe einen sehr kompliziert geflochtenen Strang, dessen Elemente in ihrem Verlaufe entweder längsgerichtet sind oder von der Längsrichtung etwa um 30°—40° abweichen.

Bei der 12 Tage alten Narbe wurde ein sehr wesentlicher Fortschritt nicht festgestellt; nur erschien die Verflechtung der Fasern weniger kompliziert und eine reine Längsrichtung deutlicher ausgesprochen.

Am 15. Tage kann man schon völlig parallelfaserige Narben finden, die nur einige Störungen dieser Struktur in der Nähe der Stümpfe aufweisen. Es konnten indessen noch ältere (bis 18 Tage alte) Sehnennarben gefunden werden, die weniger weit entwickelt waren und den Typus der distalwärts und proximalwärts strahlenden Bündel deutlich zeigten.

Bei Narben vom 20.—60. Tage wurden nur ganz geringfügige Störungen einer sonst sehr regelmäßigen parallelfaserigen Struktur nachgewiesen.

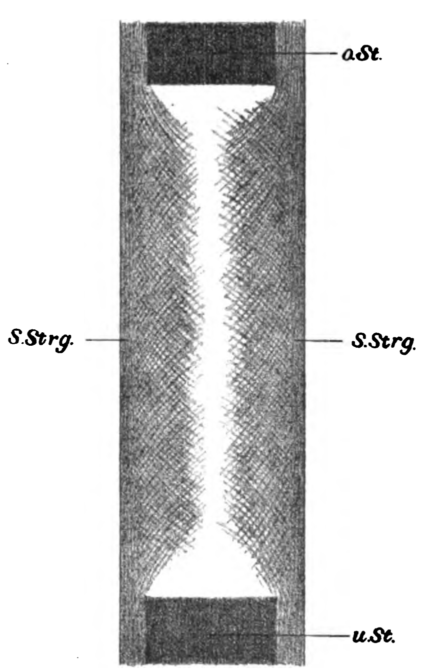
Epikrise.

Das Ergebnis, das aus der Untersuchung der einfachen Sehnennarben gewonnen wurde, kann folgendermaßen zusammengefaßt werden:

Nach der Durchtrennung der Achillessehne und der sie bedeckenden Fascie ziehen sich die Sehnenstümpfe weit, die Fascienlappen bedeutend weniger weit zurück. Der Zwischenraum erfüllt sich anfangs mit einem Blutcoagulum, in welches bald Leukocyten und polymorphe (s. Anm. S. 203) Zellen eindringen. Schon in den ersten Tagen tritt, im wesentlichen in der Fascie und dem Peritenonium externum, eine bedeutende Vermehrung von Spindelzellen in die Erscheinung, die den alten, meist längsverlaufenden Fascienfasern gleichgerichtet sind, die Fascie stark verbreitern und als Längsbündel den zwischen den durchtrennten Fascienstücken klaffenden Raum ausfüllen. Aus diesen auf dem Schnitt sich als Seitenstränge darstellenden peripherischen Teilen der annähernd zylinderförmigen Narbe strahlen proximal- und distalwärts Bündel junger Spindelzellen, oft in der Verlängerung von alten in die Zwischenmasse hineingelagerten Fascienfasern, in die Zwischenmasse ein und durchflechten sich dabei innig

miteinander, wie es in nebenstehendem Schema dargestellt ist (Textfigur). Doch mußte bei der Beschreibung der Schnitte auffallen, daß nicht auf jedem derselben alle im Schema dargestellten Bündel in Vollständigkeit vorhanden sind. Erst wenn man viele Schnitte eines und desselben Objekts durchmustert, findet man sie schließlich sämtlich vertreten. Daneben zeigten sich einige wenige diesem Typus nicht entsprechende unregelmäßige Bündel.

Etwa vom 8. Tage wachsen auch aus den Sehnenstümpfen selbst junge Spindelzellbündel und zwar in annähernd gerader Richtung in die Zwischenmasse oder sie strahlen, den distalwärts oder proximalwärts aus den Seitensträngen ziehenden Bündeln angeschlossen, schräg von oben nach unten resp. umgekehrt in die Zwischenmasse ein. Das Blutcoagulum wird mehr und mehr resorbiert. Doch solange noch die mehr oder weniger geschlossenen Fibrinkapseln vorhanden sind, finden sich in ihnen polymorphe Zellen, Sternzellen und Spindelzellen ohne bestimmte Anordnung. Schließlich entsteht am 10. Tage ein aus Spindelzellen und jungen Fibrillen gebildeter, kompliziert geflochtener Strang, dessen Bündel in ihrem Verlauf zum Teil in der Längsrichtung liegen, zum Teil um 30°—40° von ihr abweichen. Dieser kompliziert geflochtene Strang wandelt sich danach (ungefähr bis zum 20. Tage) in einen regelmäßigen, aus parallelen, den Sehnenfasern gleichgerichteten Elementen bestehenden Strang um, der nur noch hier und da Abweichungen von dieser regelmäßigen Struktur zeigt.



o.St. oberer Stumpf, *u.St.* unterer Stumpf, *S.Strg.* Seitenstrang.

Es ergibt sich nun die Aufgabe festzustellen, inwieweit die in den verschiedenen Stadien geschilderten Strukturen der bei der Muskelkontraktion und der Lokomotion eintretenden Beanspruchung der entstehenden Narbe entsprechen.

Bei der Streckung des Fußes kontrahieren sich Gastrocnemius, Soleus, Flex. dig. subl. (Plantaris) und ziehen an dem oberen Stumpf der durchtrennten Achillessehne und könnten einen gerade von oben nach unten gerichteten Zug auf zwischengelagertes Gewebe ausüben. Wird der Fuß wieder dorsal flektiert, so bewegt sich der Fersenfortsatz und damit der untere Sehnenstumpf distalwärts und könnte so auf zwischengelagertes Gewebe einen Zug von unten nach oben ausüben.

Ferner kontrahieren sich bei der Streckung des Fußes die beiden mächtigen lateralen und medialen Fascienspanner, Biceps und Semitendinosus, und ziehen an den Längsfasern des oberen Fascienstücks. Wird der Fuß wieder dorsalwärts flektiert, so wird durch diese Bewegung der Fersenfortsatz nach distal geführt und das an sein Periost befestigte untere Fascienstück in seinen Längsfasern gespannt.

Ziehen wir nun in Betracht, daß in der ersten Woche junges Gewebe fast ausschließlich von der Fascie und dem mit ihr verschmolzenen Peritoneum ext. gebildet wird, daß die Sehnenstümpfe nur eine beginnende Auflockerung und noch keine Verschmelzung mit dem ihren Durchtrennungsflächen distal- resp. proximalwärts anliegenden geringen Zellmengen zeigen und daher auch keinen Angriffspunkt an diesem noch spärlichen Gewebe haben können, so müssen wir anfangs von Zugkräften, die sich durch die Sehnenstümpfe selbst fortpflanzen, absehen. Denn sie können noch gar nicht einwirken, weil die Stumpfenden mit der (spärlichen) Zellenmenge, die in ihrem Bereiche, d. h. an ihrer Durchtrennungsfläche liegt, noch nicht verschmolzen sind und daher nicht an sie angreifen können.

Es kommen also für die erste Woche nur die Zugkräfte in Frage, welche durch die Längsfasern der durchtrennten Fascie vermittelt werden. Bei der Kontraktion des Biceps und Semitendinosus pflanzt sich der Zug hauptsächlich in der Längsrichtung des oberen Fascienstücks fort, und wenn dieses mit dem unteren durch Zellenmassen verklebt ist, in derselben Richtung auch in dem unteren fort.

Dieser Zugrichtung entsprechen auf unsern Schnitten die Seitenstränge mit den längsgerichteten Elementen.

Sodann müssen bei dem in Rede stehenden Zug schräge, etwas weniger intensive Zugkräfte von den Seitensträngen nach der Zwischenmasse von oben nach unten zu einstrahlen, besonders wenn durchtrennte Fascienfasern in diese Richtung gezerrt wurden. Diesen Zugkräften entsprechen die von oben nach unten, distalwärts, in die Zwischenmasse einstrahlenden Bündel.

Bewegt sich nun bei der Dorsalflexion des Fußes der Fersenfortsatz distalwärts, so pflanzt sich zunächst in dem unteren Fascienstück, und wenn es durch Zellenmassen mit dem oberen verklebt ist, auch in diesem, ein Zug in der Längsrichtung von unten nach oben fort. Ferner strahlen aber auch wieder Zugkräfte schräg von unten nach oben, zumal wenn verlagerte Fascienfasern in dieser Richtung liegen, in die Zwischenmasse ein. Diesen letzteren entsprechen die von unten nach oben, proximalwärts, einstrahlenden Bündel.

Damit ist erläutert, daß die festgestellten und im Schema veranschaulichten Verlaufsrichtungen der jungen Spindelzellbündel den zeitigen Zugkräften entsprechen.

Die geschilderten Zugkräfte können sich nicht in die meist allseitig geschlossenen starren Fibrinkapseln fortsetzen. Andrerseits sahen wir, daß gerade hier in diesen Fibrinkapseln die eingedrungenen Bindegewebszellen eine bestimmte Anordnung und Differenzierung entbehren.

Da die Fascie nicht bloß medial und lateral, sondern auch dorsal und ventral die Achillessehne umhüllt, und da die Fascienspanner auch auf diese Teile einwirken, müssen die beschriebenen Zugkräfte sich auf einem gedachten frontalen Schnitt ebenso verhalten wie auf einem sagittalen. Dem entspricht, daß dieselben Strukturen, die für die Frontalschnitte beschrieben wurden, auch auf den sagittalen Längsschnitten zu finden sind.

In dem weiteren Verlauf der Entwicklung produzieren die Sehnenstümpfe selbst reichlich junge Zellen und kehren, wie schon Enderlen zeigte, in eine Art Jugendzustand zurück, indem die alten starren Fasern jungen Fasern Platz machen, welche mit den Zellen der Zwischenmasse ohne scharfe Grenze verschmelzen. Jetzt kann sich durch die Sehnenstümpfe selbst ein gerade von oben nach unten und von unten nach oben gerichteter Zug in die Zwischenmasse fortpflanzen.

Dem entspricht der Übergang aus der kompliziert verflochtenen in eine längsgerichtete parallelfaserige Struktur.

Es ist noch zu bemerken, daß auch an den Querfasern der Fascie diesen gleichgerichtete Spindelzellen auftreten. Wenn man nun bedenkt, daß die durchtrennten Fascienlappen durch Verklebung mit der Zwischenmasse wieder einen festen Halt bekommen, und daß sie mit der Fascia cruris, die sich nach vorn über den Unterschenkel schlägt, fest zusammenhängen, so muß es klar werden, daß bei der Dorsalflexion des Fußes, wobei die Achillessehne nach dorsalwärts

drängt, die wenn auch verzerrten Querfasern gespannt werden. Dieser Querspannung entsprechen die quergestellten Spindelzellen[1]).

War es schon früheren Autoren, die den parallelfaserigen Bau der Narbe erkannten, wahrscheinlich, daß diese Struktur ursächlich auf die mechanische Beanspruchung zurückzuführen sei, so wird jetzt durch die Ermittlung eines in seinem Aufbau den derzeitigen mechanischen Verhältnissen entsprechenden Zwischenstadiums diese Wahrscheinlichkeit noch erhöht.

Es wurden oben die Befunde ENDERLENS zitiert, der nach Incisionen der Achillessehne anfangs eine unregelmäßige Anordnung der Fasern in der Narbe beobachtete und erst in einem späten Stadium, am 30. und 35. Tage, eine bestimmte, am 70. und 75. Tage eine definitiv regelmäßige Struktur konstatierte. Es stimmt dieser Befund mit dem unsrigen bei der Annahme einer richtenden Wirksamkeit des Zuges wohl überein. Da ENDERLEN nur Incisionen, nicht völlige Durchtrennungen vornahm, konnte sich ein wesentlicher Teil der Zugkraft durch die nicht durchschnittenen Fasern der Sehne fortpflanzen und mußte so für die Bildung der Narbe unwirksam bleiben. In unsern Versuchen jedoch, bei welchen die Sehne ganz durchschnitten wurde, wirkte die ganze Kraft der Muskulatur auf die junge Narbe ein; daraus würde sich die bei der einfachen vollständigen Tenotomie zu beobachtende größere Beschleunigung der Umarbeitung erklären.

Aber es bleibt immerhin zu beachten, daß es in den ersten Entwicklungsstadien auch einige wenige Spindelzellbündel gibt, deren Richtung mit der Richtung der von uns ableitbaren Zugkräfte nicht in Verbindung zu bringen ist.

Doch gesetzt, es sei die Wirksamkeit des Zuges erwiesen, so bliebe noch die schwierige Frage offen, in welcher Weise denn der Zug auf das junge Gewebe richtend einwirkt. Handelte es sich bloß um ein rein mechanisches Umordnen von gebildeten Fasern, oder genügt eine solche Deutung nicht, und müssen wir auf kompliziertere, auf vitale Vorgänge zurückgreifen? Diese Frage kann nicht eher ihre Beantwortung finden, als bis die erste Frage, inwieweit überhaupt der Zug in einer ursächlichen Beziehung zu der Bildung der beschriebenen Struktur steht, durch weitere Versuche beantwortet ist.

Diesem Zwecke dienen die drei folgenden Versuchsreihen.

---

[1]) Es ist hier jedoch noch eine andre Deutung möglich. Die jungen Zellen, die zwischen den queren Fascienfasern entstehen, müssen sich den ihnen zur Verfügung stehenden Spalträumen (zwischen den Fasern) anpassen, nehmen daher Spindelform an und sind den queren Fascienfasern gleichgerichtet.

II. Tenotomie nach Ischiadicus-Neurectomie.

Versuchsanordnung.

Der Nervus ischiadicus wurde an seinem Austritt aus dem Becken unter dem Musculus glutaeus maximus aufgesucht, in allen seinen Fasern durchschnitten, und es wurden einige Millimeter aus ihm excidiert; darauf Tenotomie der Achillessehne in der oben beschriebenen Weise, Hautnaht, schließlich Gipsverband, der den gestreckten Fuß und Unterschenkel umfaßte und das Talocrural-Gelenk feststellte.

Die Tiere wurden am 5., 8., 10., 15., 20., 60. Tage getötet, die junge Narbe wie früher im Zusammenhang mit den Sehnenstümpfen herausgenommen, auf Kork aufgesteckt und in Formol 4 % fixiert.

SEGGEL ('03) gibt an, daß er versucht habe, Sehnenplastik nach Resektion des Nervus ischiadicus auszuführen, daß ihm diese Versuche aber wegen der eingetretenen Ernährungsstörungen nicht gelungen seien. Bei den vorliegenden Tenotomien nach Neurectomie sind Ernährungsstörungen in einer den Versuch störenden Weise nicht aufgetreten. Daß aber z. B. der Muskel fettig degenerierte und schrumpfte, ist ja selbstverständlich.

Die unmittelbaren Folgen der Operation sind ähnlich wie die nach der einfachen, unkomplizierten Tenotomie: Die Sehnenstümpfe retrahieren sich, jedoch in bedeutend geringerem Maße als nach einfacher Tenotomie, die durchschnittene Fascie zieht sich etwas, aber nicht soweit wie die Stümpfe zurück. Der Zwischenraum erfüllt sich mit Blut.

In einem 5 Tage alten Objekt finden wir folgendes: Die Stümpfe stehen in der verhältnismäßig sehr geringen Entfernung von 5 mm voneinander. Ein sehr bedeutsames Blutcoagulum nimmt den Zwischenraum ein und drängt die durchschnittene Fascie nach medial und lateral stark ab. Die Struktur der letzteren ist an vielen Stellen gestört, sowohl durch den mechanischen Eingriff, als auch durch die Erfüllung mit Blut.

Die Sehnenstümpfe zeigen dieselben Verhältnisse wie nach einfacher Tenotomie: Vermehrung der Zellen, welche zum kleineren Teile die polymorphen Charaktere des jungen Granulationsgewebes tragen, zum weitaus größeren Teil Spindelzellen zu sein scheinen mit ihren, den Sehnenfasern gleichgerichteten Spindelkernen. In der Fascie finden wir lebhafte Zellproliferation. Neben zahlreichen jungen poly-

morphen Zellen sind viele, den Bindegewebsfasern der Fascie gleichgerichtete Spindelzellen zu beobachten.

In das Blutcoagulum sind Leukocyten in großen Haufen und auch vereinzelt eingewandert. Aus der Fascie und dem Peritenonium ext. dringen gegen das Coagulum junge Bindegewebszellen vor, und zwar sternförmige und polymorphe Zellen, auch einige Spindelzellen ohne bestimmte Anordnung. Bündel von bestimmt gerichteten Spindelzellen sind hier nicht vorhanden.

Eine 8 Tage alte Narbe zeigt einen wesentlich größeren Abstand der Stümpfe voneinander. Er beträgt 10 mm. Bezüglich der Zellen bieten die Sehnenstümpfe dasselbe Aussehen dar wie im vorhergehenden Fall.

Das Blutcoagulum ist weniger breit, erstreckt sich aber der Länge nach noch von einem Stumpf zum andern. Es besteht hauptsächlich aus Fibrinkapseln, wie sie früher beschrieben wurden, und einigen Häufchen roter Blutkörperchen. Eingewanderte Leukocyten finden sich nur spärlich. Hingegen kann man in den Fibrinkapseln zerstreut polymorphe Zellen, Stern- und Spindelzellen in regelloser Anordnung beobachten.

Die Fascie ist durch Einlagerung von Zellen zwischen die Fasern und Anlagerung von Zellen nach innen zu verbreitert. Diese jungen Zellen sind überwiegend Spindelzellen und mit ihrer Achse den Bindegewebsfasern der Fascie gleichgerichtet. Die Fasern der Fascie sind an manchen Stellen schon wenig deutlich zu erkennen, schwinden also auch hier unter der Fülle junger Zellen, ebenso wie bei der einfachen Tenotomie. Die Spindelzellen beginnen in diesem Stadium mit der Fibrillenbildung.

Die Schnittstelle der Fascie ist nicht mehr mit Sicherheit festzustellen, da sie mit längsgerichteten Spindelzellen ausgefüllt ist.

Demnach haben sich also in diesem Stadium dieselben Seitenstränge ausgebildet, wie wir sie bei der schon 5 Tage alten einfachen Tenotomienarbe beschrieben haben.

Die Systeme der distalwärts und proximalwärts einstrahlenden Bündel finden wir auch hier vorhanden, jedoch sind die Bündel so kurz, daß man nur von einer Andeutung dieser Struktur sprechen kann. Von den Sehnenstümpfen selbst gehen keine Spindelzellbündel aus.

Eine 10 Tage alte Narbe zeigt ein weiteres Auseinanderrücken der Sehnenstümpfe. Ihr Abstand beträgt 12 mm. Charakter und Richtung der jungen Zellen in den Sehnenstümpfen sind wie in den bei-

den vorigen Fällen. Das Blutcoagulum hat sich bedeutend vermindert. Es sind zwar noch Massen roter Blutkörperchen und Fibrinkapseln in der Mitte der Narbe vorhanden, aber an den Stümpfen schwindet das Coagulum. In den Fibrinkapseln selbst sehen wir zerstreut Sternzellen und polymorphe Zellen ohne besondere Anordnung.

Die Seitenstränge haben sehr an Masse zugenommen. Sie bestehen aus dicht gedrängten, längs- und einander parallel gerichteten Spindelzellen mit jungen Fibrillenbündeln. Distalwärts und proximalwärts strahlende Bündel sind in etwas ausgeprägterer, jedoch keineswegs nennenswerter Form, vorhanden als in dem vorigen Fall. Zu so innigen Verflechtungen, wie bei den einfachen Tenotomienarben kommt es hier nicht, weil die einstrahlenden Bündel stets nur kurz sind.

Aus den Sehnenstümpfen wachsen jetzt auch in diesem Stadium Spindelzellstränge, wenn auch noch nicht in sehr bedeutendem Maße, gerade von oben nach unten resp. umgekehrt in die Zwischenmasse hinein.

Eine 15 Tage alte Narbe zeigt einen Fortschritt insofern, als hier schon bedeutendere Bündel längsgerichteter Spindelzellstränge aus den Sehnenstümpfen herauskommen.

In einer 20 Tage alten Narbe beträgt der Abstand der Stümpfe 13 mm. Die junge Narbe besteht jetzt gänzlich aus längsgerichteten parallel verlaufenden Spindelzellen mit jungen Fibrillenbündeln, die mit nur geringen Störungen eine völlig regelmäßige Struktur darstellen. Von Verflechtungen sieht man hier und da nur Andeutungen. Der ganze Befund ist, abgesehen von dem Abstand der Stümpfe, kaum von dem der 20 Tage alten einfachen Tenotomienarbe zu unterscheiden.

Das Auseinanderweichen der Stümpfe schreitet in der folgenden Zeit fort. Eine 60 Tage alte Narbe zeigte schließlich einen Abstand der Stümpfe von 37 mm. Der Querschnitt hingegen unterliegt einem starken Schwund. Er beträgt am 60. Tage nur noch den fünften Teil des Querschnitts einer ebenso alten einfachen Tenotomienarbe.

Epikrise.

Die Entwicklung einer Tenotomienarbe nach der Neurectomie des Nervus ischiadicus nimmt also einen Verlauf, der auf den ersten Blick dem der Entwicklung der einfachen Tenotomienarbe sehr ähn-

lich ist. Es bilden sich zuerst längsfaserige Seitenstränge; später ziehen auch von den Sehnenstümpfen selbst längsfaserige Bündel in die Zwischenmasse und schließlich entsteht so eine fast völlig parallelfaserige regelmäßige Narbe wie bei der einfachen Tenotomie.

Vergleicht man jedoch die einzelnen Entwicklungsstadien der Objekte bei den Versuchsreihen miteinander, so treten immerhin einige erhebliche Verschiedenheiten klar hervor. Am 5. Tage sind nach der einfachen Tenotomie bereits kräftige Seitenstränge mit zahlreichen jungen Spindelzellen gebildet. Bei gleichzeitiger Neurectomie aber haben sich zur selben Zeit die durchschnittenen Fascienstücke noch nicht zu Seitensträngen vereinigt. In der Fascie selbst finden sich zwar hier auch schon reichlich längsgerichtete Spindelzellen, aber die von der Fascie her gegen das Coagulum zu dringenden Bindegewebszellen, also die Zellen in der Zwischenmasse, zeigen Sternform, polymorphen Charakter, hier und da auch Spindelform, doch ohne jede bestimmte Anordnung. Die Zellmasse erscheint hier auch bedeutend geringer.

Bei einer 8 Tage alten einfachen Tenotomienarbe finden wir bereits ein höchst kompliziertes, auf einen bestimmten Typus zurückführbares Geflecht von proximal- und distalwärts in die Zwischenmasse einstrahlenden jungen Bündeln. In der entsprechenden Narbe nach Ischiadicusneurectomie sind von diesen Systemen nur Spuren vorhanden und sie gewinnen auch in den späteren Stadien nie annähernd die Ausbildung wie bei der einfachen Tenotomienarbe.

Auch die Bildung jungen Gewebes von den Sehnenstümpfen selbst und damit die gänzliche Erfüllung der Zwischenmasse mit Zellen tritt nach Neurectomie etwas später auf als bei der einfachen Tenotomie.

Eine 10 Tage alte einfache Tenotomienarbe ist schon völlig celluliert und aus den Sehnenstümpfen kommen kräftige Bündel her. In einer 10 Tage alten Narbe nach Neurectomie ist noch ein bedeutender Rest des Coagulums vorhanden, und von den Sehnenstümpfen her beginnt eben erst das Einwachsen von Zellen.

Am 20. Tage hingegen scheint, abgesehen von dem Abstand der Stümpfe, eine völlige Übereinstimmung des Befundes vorzuliegen, sowohl was die Menge der jungen Zellen und Fibrillenmasse, als auch was ihre parallelfaserige Struktur betrifft. Erst in der weiteren Entwicklung macht sich wieder ein bedeutsamer Unterschied geltend. Die einfache Tenotomienarbe wird anscheinend nicht kürzer und nicht länger. Nach Neurectomie tritt eine bedeutende Verlängerung ein, ferner ein starker Schwund im Querschnitt.

Wir kommen nun zu der Frage, welcher Art die durch die Neurectomie geschaffenen Bedingungen sind. Man hat sich in jüngster Zeit mehrfach mit dem Einfluß der Nerven auf die Regeneration beschäftigt und ist noch zu keinem abschließenden Urteil gekommen. Nach den jüngsten Untersuchungen von Barfurths Schüler, Rubin, der die Regeneration der Extremitäten nach Nervendurchschneidung bei Amphibien studierte, zeigt sich bei dem im übrigen bedeutsam beeinflußten Regenerationsprozeß die Neubildung von Bindegewebe kaum beeinträchtigt ('03).

Aus dem Umstand, daß bei unsern Versuchen am 20. Tage nach Tenotomie mit Neurectomie anscheinend ebenso reichliche Zell- und Fibrillenmassen den Defekt ausfüllen wie am 20. Tage nach der einfachen Tenotomie, geht wohl mit Wahrscheinlichkeit hervor, daß ein trophischer Einfluß von Nerven auf die Produktion des jungen Keimgewebes hier nicht existiert. Die Produktion ist ja allerdings um einige Tage verzögert, aber wenn die Nerven einen trophischen Einfluß auf sie ausübten, so wäre nicht zu verstehen, warum sie dann überhaupt unabgeschwächt vor sich geht, zu einer Zeit, wo von einer Regeneration der Nerven noch nicht die Rede sein kann.

Mit der Durchschneidung des Ischiadicus haben wir jedoch eine Reihe sympathischer Fasern durchschnitten und damit vasomotorische Störungen gesetzt. Ferner haben wir die an der Bildung der Achillessehne beteiligten Muskeln und die Fascienspanner gelähmt. Die Wirkung der Extensorenmuskulatur auf den Fuß haben wir durch den Gipsverband aufgehoben. Es wurde also durch die Neurectomie eine sehr wesentliche funktionelle Störung bewirkt. An den Verschiedenheiten der 5 Tage alten Tenotomienarbe nach Neurectomie von der 5 Tage alten einfachen Tenotomienarbe könnten also sowohl die vasomotorischen als auch die funktionellen Störungen oder beide vereint schuld sein, und es läßt sich wohl nicht für alle Erscheinungen eine sichere Entscheidung fällen. So ist es sehr leicht möglich, daß die relativ geringe Bindegewebszellenproliferation und die verzögerte Resorption des Blutergusses in der 5 Tage alten Narbe auf Kosten der vasomotorischen Störung zu setzen ist.

Betreffs der funktionellen Beeinträchtigung sollte man auf den ersten Blick meinen, daß es sich um völlige Aufhebung des Zuges handelt. Indessen wenn der Zug an den Sehnenstümpfen und Fascienstücken gleich Null wäre, die Muskeln völlig erschlafft wären, dann müßten sich, da der Fuß ja gestreckt ist, die Stümpfe fast berühren.

Das tun sie aber nicht, sondern sie stehen bei der 5 Tage alten Narbe nach Neurectomie in einer Entfernung von 5 mm. Es muß also eine leichte Schrumpfung der entspannten und des Nerveneinflusses beraubten Muskulatur jetzt schon eingetreten sein. Auch von dem unteren Fascienstück, das nicht mehr im Zusammenhang mit dem Fascienspanner steht, müssen wir eine leichte Verkürzung annehmen; denn es ist nach Roux anzunehmen, daß früher gespannt gewesene Bindegewebsfasern so lange schrumpfen, bis sie ihre Spannung wieder erreicht haben.

Der Zug ist daher selbst am 5. Tage nicht völlig aufgehoben; dem entspricht die Bildung von Spindelzellen, die den Fascienfasern gleichgerichtet sind[1]. Der Zug ist jedoch sehr stark abgeschwächt.

Betrachten wir nun weiter den Befund der 5 Tage alten Sehnennarbe nach Neurectomie, so finden wir, daß, wie schon erwähnt, an den Stellen, wo wir einen gelinden Zug als wirkend anzunehmen haben, entlang den Fasern der Fascie ihm entsprechend gerichtete Spindelzellen sich finden, daß aber an denjenigen Stellen noch junge polymorphe und sternförmige Zellen und einige Spindelzellen ohne regelmäßige Anordnung liegen, wohin der noch schwache Zug nicht zu dringen vermag, d. i. in der Zwischenmasse an dem Blutcoagulum. Wir können hieraus im Vergleich mit dem Befund der gleich alten einfachen Tenotomienarbe mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß bei der einfachen Tenotomie der Zug die Umwandlung von anfangs polymorphen Zellen in bestimmt gerichtete Spindelzellen bewirkt.

In der nächsten Zeit nimmt die Schrumpfung der Muskeln und des Fascienbindegewebes immer mehr und mehr zu. Das spricht sich einmal in dem stetig wachsenden Abstand der Sehnenstümpfe aus, sodann auch in den Maßen der Muskel- und Sehnenfasern selbst. Bei den Fällen vom 5.—10. Tage wurden Messungen der Muskelfasern nicht vorgenommen, weil die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt bei der Tötung der betreffenden Tiere noch nicht gerichtet war. Bei dem am 15. Tage abgeschlossenen Experiment ergaben sich folgende Maße: Medialer Gastrocnemius vom Ursprung einer Sehnenfaser am Femur bis zum Übergang der entsprechenden Muskelfaser in die Sehnenfaser

[1] Die Tatsache, daß die jungen Zellen zwischen den Fascienfasern Spindelform annehmen und sich mit diesen ausrichten, ist auch noch einer andern Deutung zugänglich: Die Zellen müssen sich in ihrer Form dem ihnen zu Gebote stehenden Raume anpassen.

der Achillessehne auf der operierten Seite 45 mm, auf der gesunden Seite in entspanntem Zustande 57 mm. Es ergibt sich also eine Schrumpfung von 12 mm.

Bei dem am 20. Tage abgeschlossenen Experiment ergab sich, in derselben Weise gemessen, ebenfalls ein Unterschied von 12 mm, am 60. Tage ein solcher von 16 mm. Diese Zahlen geben ungefähr eine Anschauung, wie stark der Schrumpfungszug allmählich wird.

Daß der Zug trotzdem an Intensität gewaltig hinter dem normalen intermittierenden Zug zurückbleibt, ist klar. Er pflanzt sich in denselben Richtungen fort, wie der Zug bei der Lokomotion. Denn es schrumpfen ja alle die Teile, die sich auch bei der Bewegung nach der einfachen Tenotomie anspannen. Die Systeme der proximalwärts und distalwärts strahlenden Bündel bilden sich in der Tat entsprechend den erschlossenen Zuglinien aus. Sie sind aber bedeutend weniger ausgeprägt, als in der normalen Tenotomienarbe, die sich unter einer mächtigen funktionellen Beanspruchung entwickelt. Auch dies spricht wieder für die Bedeutung des Zuges.

Ob die Verzögerung des Auswachsens von jungem Gewebe aus den Sehnenstümpfen selbst auf Rechnung der vasomotorischen oder der funktionellen Störungen zu setzen ist, konnte nicht entschieden werden.

Der am 60. Tage beobachteten Verlängerung der Narbe darf eine besondere Bedeutung nicht beigelegt werden. Es ist nicht etwa eine Überdehnung der Narbe, es ist vielmehr wohl nur eine scheinbare Verlängerung der Narbe, d. h. des neugebildeten Gewebes. Vom 20.—60. Tage beträgt die Verkürzung der Ursprungssehne plus Muskelfaser nur 4 mm, die scheinbare Verlängerung der Narbe aber 24 mm! Die starke Verlängerung kann also nicht auf Kosten des Schrumpfungszuges gesetzt werden, sondern sie wird wohl nur durch eine Atrophie oder Degeneration der Sehnenstumpfenden vorgetäuscht; die Stumpfenden verlieren wohl auf weitere Strecken ihren sehnigen Glanz und werden dann bei der Messung fälschlich zu dem Narbengewebe selbst gerechnet. Doch wurde dieser Punkt nicht genauer untersucht.

Sehr interessant ist aber die starke Atrophie im Querschnitt. Sie zeigt uns, daß der konstant wirkende Schrumpfungszug nur eine sehr geringe trophische Bedeutung hat und illustriert uns zugleich, daß das Erhaltenbleiben der Querschnittsgröße bei der einfachen Tenotomienarbe dem kräftigen, bei der Lokomotion ausgeübten intermittierenden Zug zuzuschreiben ist.

III. Tenotomie nach Muskelexstirpation.

Versuchsanordnung.

In Bauchlage des Tieres Längsschnitt über Ober- und Unterschenkel. Darauf dorsale Spaltung der starken Unterschenkelfascie in der Längsrichtung, und zwar von der Kniekehle bis zum Anfang der Achillessehne, aber nicht weiter. Danach wird die gesamte in die Achillessehne übergehende Muskulatur, die beiden Gastrocnemiusköpfe, die Musculi flexor digit. subl. (Plantaris) und Soleus bei ihrem Übergang in die Achillessehne auf der Hohlsonde quer durchtrennt (wobei die Hauptstämme des Nervus tibialis und peronaeus geschont wurden), und dann nahe an ihrem Ursprung abgeschnitten, also exstirpiert. Die Musculi biceps und semitendinosus, deren Sehnen sich mit der Unterschenkelfascie verweben, werden in derselben Höhe wie die vier exstirpierten Muskeln durchschnitten, nach oben hin bis zur Mitte des Oberschenkels umgeschlagen und dort abgeschnitten.

So bleibt nur noch die Achillessehne stehen, an deren proximalem Ende ein kleiner Rest von Muskelfasern ansitzt. Diese so isolierte Achillessehne wurde nun in derselben Weise tenotomiert, wie wir es oben bei der einfachen Tenotomie beschrieben haben. Der obere Sehnenstumpf wird in seiner Lage durch den Rest der Unterschenkelfascie gehalten, die ja bei der oben erwähnten Längsspaltung der Fascie im Bereich der Achillessehne geschont wurde, und sich wie ein ringförmiges Band um den oberen Stumpf der tenotomierten Achillessehne herumlegt und seine Dislokation verhindert.

Die Operation schließt mit Hautnaht. Das Bein wird endlich mit gestrektem Fuß in einen Gipsverband gelegt, der bis zum Knie heraufreicht.

Die Tiere wurden am 10., 15., 16., 20., 25. und 30. Tage nach der Operation getötet, die beiden Sehnenstümpfe im Zusammenhang mit der sie verbindenden Narbe und der bedeckenden Haut herausgelöst, auf ein Korkplättchen aufgesteckt und in Formol fixiert. Es sind einige Fälle vorgekommen, bei denen eine Infektion der großen Wundhöhle in der Kniekehle eingetreten war. Diese Fälle zeigten keine Verbindung der Sehnenstümpfe durch ein junges Gewebe und kamen nicht zur mikroskopischen Untersuchung.

Auf Fig. 5 ist ein Schnitt aus einer

10 Tage alten Narbe

dargestellt. Die Sehnenstümpfe stehen ziemlich nahe beieinander, in einer Entfernung von 2 mm. Sonst zeigen sie dasselbe Aussehen

wie bei der gewöhnlichen Tenotomie. Sowohl am oberen als am unteren Stumpf beobachtet man lebhafte Zellproliferation. Der größte Teil dieser jungen Zellen zeigt einen spindeligen Kern, der der Richtung der Sehnenfaser parallel gerichtet ist und wohl Spindelzellen angehört. In den Interstitien zwischen den Sehnenfasern sind außerdem polymorphe Zellen und Leukocyten vorhanden, die aber gegenüber den vielen untereinander und den Sehnenfasern parallel gestellten Kernen verschwinden.

Die Fascie ist ebenfalls durch viele junge Zellen aufgelockert. Ihre faserige Struktur ist durch den Bluterguß streckenweit zerstört, aber zu beiden Seiten der Sehnenstümpfe wohl erkennbar. Auf dem abgebildeten Schnitt sind die Längsfasern der Fascie (bei $l.Ff._{1-4}$) deutlich erkennbar. Im Bereich dieser Längsfasern zeigen die jungen Zellen spindelige Gestalt und sind mit ihrer Längsachse den Längsfasern gleich gerichtet. Da aber, wo die faserige Struktur zerstört ist, finden wir bei Z_1 und Z_2 polymorphe und sternförmige Zellen ohne bestimmte Anordnung.

Die Zwischenmasse besteht zum größten Teil aus noch nicht resorbiertem Blut, aus blassen roten Blutkörperchen (bei *r.Blk.*) und feinen Fibringerinnseln (bei *Fbr.*). Zum andern kleineren Teile setzt sie sich aus jungen undifferenzierten polymorphen Bindegewebszellen, unter denen sich auch Leukocyten finden, zusammen. Dieses junge Keimgewebe wuchert aus der Fascie und aus den Sehnenstümpfen hervor und dringt (bei *X*) gegen das Blutcoagulum vor.

An einer Stelle auf der medialen Seite ist eine kleine Gruppe von bestimmt gerichteten Spindelzellen zu bemerken. Sie liegen quer zur Richtung der Sehnenfasern und schließen sich an einige alte, wahrscheinlich aus der Fascie (oder dem subcutanen Gewebe) in die Zwischenmasse in querer Richtung verlagerte Bindegewebsfasern (*verl.F.*) an.

Eine zweite 10 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation ergibt im wesentlichen dasselbe Resultat. Die Sehnenstümpfe zeigen dasselbe Bild. Die Fascie und die Zwischenmasse sind erfüllt von dichten Gerinnselkapseln, Blutkörperchen und jungen polymorphen undifferenzierten Zellen.

15 Tage alte Narbe.

Betrachten wir die Fig. 6, die einen Schnitt aus einer 15 Tage alten Narbe darstellt. Die Sehnenstümpfe stehen in einer Entfernung von 6 mm voneinander. Sie proliferieren lebhaft, und die jungen

Zellkerne sind wieder zum größten Teil spindlig und den Sehnenfasern parallel gerichtet. In den Interstitien zwischen den Sehnenfasern finden sich daneben auch polymorphe Zellen.

Die Fascie ist auf beiden Seiten hin eine lange Strecke unterbrochen, es legen sich hier gröbere Faserbündel der Subcutis an und strecken sich zum Teil in die Zwischenmasse hinein. Die Fascie selbst zeigt ziemlich bedeutende Zellneubildung. Diese jungen Zellen zwischen den alten Fasern der Fascie sind spindelförmig und liegen mit ihren Längsachsen den Fasern parallel. Die Zwischenmasse besteht in der oberen Hälfte aus einigen gröberen Fibringerinnseln (bei *Fbr.*), einem Haufen von Blutkörperchen (bei *r.Blk.*) und einer von Kapillaren durchzogenen lockeren Masse junger, zum Teil polymorpher, zum Teil sternförmiger Zellen (bei $Z._{1-3}$), die ohne bestimmte Anordnung durcheinander liegen und den Eindruck eines reticulären cytogenen Zwischengewebes erwecken Jedoch ist ein kleiner Strang längsgerichteter Spindelzellen mit jungen Fibrillen zu erkennen (bei +). Er entspringt aus dem oberen Sehnenstumpf, zieht in gerader Richtung ein kleines Stück nach unten, um sich sehr bald zu verlieren. Auch noch auf andern Schnitten finden sich hier und da kleine junge Fibrillenbündel, in der einen oder andern Richtung aus der Fascie in die Narbe einstrahlen.

Ob die sternförmigen Zellen in oder an ihren Fortsätzen Fibrillen gebildet haben, läßt sich bei den relativ dicken Schnitten schwer entscheiden, weil feine Fibrinfäserchen sich überall durch die Zellenmasse ausbreiten. Doch läßt sich das wohl aus den Untersuchungen von Ziegler (31), Marchand (11, 12) und Maximow (15) schließen, die Granulationsgewebe in Spalträumen von Fremdkörpern einwachsen ließen und die Abscheidung von Fibrillen im Zellprotoplasma schon in frühen Stadien beobachteten. Bindegewebsfasern, d. h. deutlich über eine längere Strecke zu verfolgende, von zugehörigen Zellen abgesonderte Fibrillenbündel sind bis auf den erwähnten kleinen Strang nicht vorhanden. In der unteren Hälfte sehen wir vorwiegend alte Bindegewebsfasern ohne bestimmte Anordnung, die sich aus der Subcutis, vielleicht zum Teil auch aus der Fascie hier hineingelegt haben. In den Maschen dieser Fasermasse finden wir reichlich junge polymorphe Zellen.

20 Tage alte Narbe.

Betrachten wir jetzt den in Fig. 7 dargestellten Schnitt einer 20 Tage alten Narbe. Die Sehnenstümpfe stehen in einer Entfernung von etwas über 3 mm und bieten im übrigen denselben Anblick, wie

alle bisher betrachteten Sehnenstümpfe. Die Zellen sind stark vermehrt, der größte Teil der neuen Zellen hat einen spindligen Kern, der mit seiner Längsachse den Sehnenfasern parallel liegt.

Die Fascie zeigt eine bedeutende Unterbrechung, die durch das angelagerte subcutane Bindegewebe verdeckt wird. Die Fascie selbst ist in ihrer längsfaserigen Struktur zu seiten der Sehnenstümpfe deutlich erkennbar; am unteren Stumpfe, an der lateralen Seite, hat sie sich in die Zwischenmasse hineingelegt (bei *verl.F.*) und stößt mit den Enden ihrer Fasern an ein Fibringerinnsel (*Fbr.*). Die Zellen der Fascie sind stark vermehrt. Im wesentlichen sind es Spindelzellen, die den Bindegewebsfasern parallel gerichtet sind.

In der Zwischenmasse finden wir einige Fibringerinnsel (bei *Fbr.*), alte Bindegewebsfasern aus der Fascie und dem subcutanen Gewebe hier hinein verlagert. In der Hauptsache aber besteht sie aus polymorphen und Sternzellen, ohne typische Anordnung (bei $Z._{1-3}$). Bezüglich der Fibrillenbildung in dem Protoplasma der Sternzellen gilt das gleiche wie in dem vorigen Fall. Junge geordnete Fibrillenbündel, also Bindegewebsfasern, sind nur in einigen wenigen Stellen vorhanden. So sehen wir (bei +) vom unteren Stumpf ein kleines und kurzes Bündel von Spindelzellen mit jungen Fibrillen herkommen und sich an die einstrahlenden Fascienfasern anlegen. Auch auf den andern Schnitten sehen wir gelegentlich ein Bündel von jungen Fibrillen ausgebildet.

Es sei schließlich noch einer

25 Tage alten Narbe

gedacht. Sie gibt im großen und ganzen dieselben Resultate wie die beiden oben geschilderten. Nur sind von dem Blutcoagulum noch bedeutendere Residuen in Form von Fibrinkapseln vorhanden, die zusammen mit alten aus der Subcutis und aus der Fascie verlagerten verwirrten Bindegewebsfasern einen wesentlichen Bestandteil der Zwischenmasse darstellen. Die wenigen jungen in die Zwischenmasse eingedrungenen Bindegewebszellen sind polymorph oder sternförmig ohne typische Anordnung. Auf einigen Schnitten nur strahlen kurze Bündel von Spindelzellen in der Fortsetzung von Fascien- oder Subcutisfasern, die mit einem Ende in die Zwischenmasse hineinragen, in die Zwischenmasse ein.

30 Tage alte Narbe.

Auf Fig. 8 ist ein Schnitt aus einer 30 Tage alten Narbe dargestellt. Die Stümpfe stehen in einer Entfernung von etwa 1$^1/_2$ mm

und zeigen im übrigen die bekannten Charaktere. Die mit Spindelzellen erfüllte Fascie strahlt von unten nach oben in die Zwischenmasse ein. Die Zwischenmasse selbst besteht aus zellreichen, jungen Bindegewebsfasern, die sich in drei gröberen Strängen durcheinander flechten. Strang 1 stammt aus dem lateralen Fascienteil des oberen Stumpfes und diesem selbst. Er zieht gerade von oben nach unten. Strang 2 kommt aus den stärker retrahierten lateralen Sehnenfasern des unteren Stumpfes und läuft bogenförmig medialwärts um den Rest des unteren Stumpfes und verflechtet sich mit Strang 1. Strang 3 hat denselben Ursprung wie Strang 2, strahlt aber nach der andern Seite schräg gegen die Subcutis aus.

Auf Fig. 9 ist ein Schnitt aus einer andern ebenso alten Narbe abgebildet. Wir haben im wesentlichen denselben Befund. Die Narbe besteht aus jungen zellreichen Bindegewebsfasern, die man wieder in mehrere gröbere, unregelmäßig verlaufende Stränge zerlegen kann. Strang 1 entspringt an der lateralen Seite des oberen Stumpfes, zieht zum Teil bogenförmig medialwärts um den oberen Stumpf herum, strahlt zum andern Teil in den Strang 2 hinein; dieser verläuft gerade von oben nach unten. Er ist nicht bis zu seinem Ursprung verfolgbar, weil er nicht in ganzer Länge getroffen ist. Auf andern Schnitten sieht man, daß er vom unteren Stumpfe kommt. Strang 3 stammt aus dem lateralen unteren Fascienstück und breitet sich fächerartig gegen Strang 1 aus. Strang 4 liegt ähnlich auf der andern Seite, kommt aus dem medialen unteren Fascienstück und verflechtet sich mit Strang 2. Schließlich ist als Strang 5 ein kleines Bündel zu erwähnen, das quer an dem unteren Stumpfe hinläuft.

Es sind jetzt noch zwei Fälle, eine 16 und eine 20 Tage alte Narbe zu erwähnen, die in ihrem Bau mehr den beiden letztbeschriebenen 30 Tage alten Objekten ähneln, als den vorhin beschriebenen drei Fällen vom 15.—25. Tage. Sie zeigen eine bedeutendere Entwicklung von jungen Bindegewebsfasern; das 16 Tage alte Objekt enthält daneben noch größere Mengen polymorpher Zellen, das 20 Tage alte jedoch besteht fast ganz aus jungen Bindegewebsfasern. Diese neu gebildeten Bindegewebsfasern zeigen keine typische Anordnung, sondern verflechten sich in regelloser Weise miteinander. Die 20 Tage alte Narbe zeichnet sich vor allen andern Narben nach Muskelexstirpation durch den weiten Abstand der Sehnenstümpfe aus, der 9 mm beträgt. Der weiteste Abstand aller übrigen Narben dieser Versuchsreihe beträgt nur 6 mm. Die 16 Tage alte Narbe weist einen Abstand der Stümpfe von 6 mm auf.

Epikrise.

Die Entwicklung der Tenotomienarbe nach Muskelexstirpation läßt sich nach den beschriebenen Fällen folgendermaßen zusammenfassen:

Das Blutcoagulum, das den Zwischenraum zwischen den beiden wenig auseinander gewichenen Stümpfen ausfüllt, weicht sehr langsam vor einer Masse junger Bindegewebszellen zurück, die sogar am 10. Tage fast ganz aus völlig undifferenzierten polymorphen (s. Anm. S. 203) Zellen besteht. (Nur an einer Stelle, wo Bindegewebsfasern aus der Umgebung in die Zwischenmasse hineinragen, fanden sich einige bestimmt gerichtete Spindelzellen.)

In den folgenden 10 Tagen schwindet der Bluterguß meist erheblich, die jungen Zellen, die in der Zwischenmasse angetroffen werden, sind polymorphe Zellen und Sternzellen, die ihre Fortsätze ohne eine bestimmte Anordnung einander entgegenstrecken. Daneben bilden sich kleine Bündel von Spindelzellen und Fibrillen aus.

Gewöhnlich gegen Ende des Monats differenzieren sich die jungen Zellen weiter und bilden ein unregelmäßiges Geflecht von Bindegewebsfasern aus. Doch wurden zwei Fälle beobachtet, bei welchen diese Differenzierung schon am 16. resp. 20. Tage eingetreten war.

Schon diese kurze Zusammenfassung macht den Unterschied zwischen der Ausbildung der einfachen Tenotomienarbe und der Tenotomienarbe nach Muskelexstirpation einigermaßen klar. Es ist aber für eine deutlichere Einsicht notwendig, die einzelnen gleichaltrigen Stadien nebeneinander zu halten und zu vergleichen.

Eine 10 Tage alte Tenotomienarbe nach Muskelexstirpation zeigt danach einen wesentlich andern Zustand als eine 10 Tage alte Narbe nach einfacher Tenotomie.

1) Der Abstand der Stümpfe ist um ein Vielfaches geringer.

2) Der Bluterguß ist hier noch zum großen Teile nicht resorbiert, während die einfache gleichaltrige Tenotomienarbe nur noch geringe Reste des Coagulums enthält.

3) Die jungen Bindegewebszellen des neu entstandenen Keimgewebes sind hier in der Zwischenmasse sternförmig oder polymorph, also wenig differenziert, und zeigen keine Ausscheidung von Fibrillenbündeln. Sie bieten (bis auf die Ausnahme einer kleinen Zellengruppe) keine erkennbare Regelmäßigkeit der Anordnung dar. In der gleichaltrigen einfachen Sehnennarbe finden wir hingegen die ganze Zwischenmasse

erfüllt mit typischen Spindelzellen, die im Differenzierungsprozeß schon bis zur Bildung von Bindegewebsfibrillen fortgeschritten sind. Ferner sind diese Spindelzellen in typischer Weise gelagert.

In einem Punkte zeigt die 10 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation Ähnlichkeit mit der einfachen Tenotomienarbe. Überall, wo junge Zellen zwischen alten Bindegewebsfasern entstehen, also in den Sehnenstümpfen und zwischen den Fascienfasern, nehmen sie die Gestalt von Spindelzellen an und richten sich mit diesen Fasern aus.

Sowohl nach Differenzierungsgrad als auch Anordnung der einzelnen Elemente zeigt die 10 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation eine ganz niedrige, die gleichalte einfache Sehnennarbe hingegen eine sehr hohe Entwicklungsstufe.

Selbst eine 3 Tage alte einfache Sehnennarbe zeigt einen bedeutenderen Ausbildungsgrad, als die 10 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation, wie ein Blick auf die entsprechenden Figuren zeigt.

Vergleichen wir die 10 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation mit der gleich alten und der 8 Tage alten Narbe nach Neurectomie, so ist auch hier ein ganz bedeutendes Zurückstehen der ersteren gegen die letzteren in der Differenzierung zu konstatieren. Aber die 5 Tage alte Narbe nach Neurectomie zeigt eine in den wesentlichen Punkten gleiche Stufe wie die 10 Tage alte Sehnennarbe nach Muskelexstirpation. Hier wie da zeigen die jungen Bindegewebszellen in der Zwischenmasse einen noch undifferenzierten und ungeordneten Zustand, die Zellen zwischen den Fasern und Sehnenfasern haben Spindelform und eine parallele Anordnung.

In drei Fällen vom 15.—25. Tage fanden wir locker gefügte junge Bindegewebszellen von polymorphem und sternförmigem Charakter ohne besondere Anordnung, und es erschien wahrscheinlich, daß sie in ihrem Protoplasma Fibrillen abgeschieden haben. Daneben fanden sich ganz vereinzelt junge Spindelzell- und Fibrillenbündel aus den Sehnenstümpfen oder der Fascie in die Zwischenmasse einstrahlen.

Die gleichalten einfachen Tenotomienarben hingegen zeigten eine dicht gefügte parallelfaserige, regelmäßige Struktur von jungen Bindegewebsfasern ohne nennenswerte Reste des Blutergusses. Es ist also bei den drei Tenotomienarben nach

Muskelexstirpation ein bedeutendes Zurückstehen in der Quantität des jungen Gewebes, in dem histologischen Differenzierungsgrade und der Anordnung der Elemente gegen die einfache Tenotomienarbe festzustellen.

Die 30 Tage alte Tenotomienarbe nach Muskelexstirpation zeigt ein unregelmäßiges Geflecht von Bindegewebsfasern, die 30 Tage alte einfache Tenotomienarbe eine parallelfaserige Struktur, die der der Sehne gleicht.

Es ist jetzt zu erörtern, welche Bedingungen mit der Muskelexstirpation geschaffen werden. Man könnte meinen, daß eine wesentliche Ernährungsstörung besonders in dem oberen isolierten Stumpfe veranlaßt wird. Es ist dem indessen nicht so. Offenbar übernehmen die im ventralen Fascienblatt liegenden großen Gefäße die Versorgung der Sehnenstümpfe und Fascienstücke mit jungen Blutgefäßen sehr bald nach der Operation, denn die Vermehrung der Zellen in den Sehnenstümpfen erscheint recht lebhaft. Wäre eine tiefer greifende Ernährungsstörung eingetreten, so würde wohl keine Zellvermehrung eintreten, vielmehr würden die Sehnenstümpfe degenerieren. In den Versuchen, die für das folgende Kapitel angestellt und bei denen ebenfalls Muskelexstirpationen vorgenommen wurden, trat allerdings einmal ein Degenerationsherd in dem unteren Stumpf auf. Die Kerne färbten sich im Bereiche dieses Herdes nicht mehr, die Faserung wurde undeutlich und die Grundsubstanz färbte sich mit Eosin tief rot. Das ist jedoch nur eine Ausnahme, die zudem bei den vorhin geschilderten Fällen gar nicht vorkam.

Wesentliche vasomotorische Störungen sind nicht anzunehmen, denn die Hauptnervenstämme blieben erhalten.

Mit der Muskelexstirpation und dem Gipsverband in Streckstellung des Fußes wurden natürlich die funktionellen Bedingungen ganz erheblich verändert. Die Annahme liegt sehr nahe, daß der Zug überhaupt gänzlich aufgehoben sei. In der Tat ist der Zug in den ersten 10 Tagen fast völlig aufgehoben; jedoch ist wiederum an den Zug zu denken, der durch die Schrumpfung des entspannten Bindegewebes der Fascie und der Sehnenstümpfe entsteht. Dieser Schrumpfungszug beginnt vermutlich leise und verstärkt sich erst allmählich mehr und mehr in den Richtungen, in denen die Bindegewebsfasern liegen. In der Tat finden wir in der Richtung dieser gelinden Zugkraft zwischen den Fasern der Fascie spindelförmige, den Fasern gleichgerichtete Zellen, in der Zwischenmasse des Defekts jedoch, in welche sich jener schwache Zug nicht

fortpflanzen kann, polymorphe Zellen. Nur an einer Stelle, wo einige alte Bindegewebsfasern der Fascie quer in die Zwischenmasse hineinragen und ebenfalls einen Schrumpfungszug ausüben müssen, strahlen einige in derselben Richtung angeordnete Spindelzellen in die Zwischenmasse ein. Auch die regelmäßige Anordnung der jungen Zellen zwischen den Sehnenfasern könnte man zu dem beginnenden Schrumpfungszug in Beziehung bringen. Aber hier liegt es wohl näher daran zu denken, daß die jungen Zellen sich den engen Spalträumen zwischen den Sehnenfasern in ihrer Form anpassen müssen. (Vielleicht gilt dieser Grund auch für die Richtung der Spindelzellen zwischen den Fascienfasern.)

Da nun unter den normalen Zugverhältnissen bei der einfachen Tenotomie am 10. Tage schon reichliche Mengen Fibrillenbündel gebildet und nach einem Typus geordnet sind, hier jedoch bei fast aufgehobenem Zug ohne wesentliche vasomotorische oder Ernährungsstörungen die Zellen der Zwischenmasse undifferenziert und ungeordnet sind, können wir wohl schließen, daß der mechanische Zug nicht nur einen richtenden, sondern auch einen bedeutsamen Einfluß auf die Differenzierung der Bindegewebszellen ausübt. Es soll damit nicht behauptet werden, daß ohne Zug eine Bindegewebszelle überhaupt keine Fibrillen abscheiden kann. Hiergegen sprechen die Versuche von Ziegler ('76), Marchand ('87, '88), Maximow (02), die sahen, daß in den Spalträumen von Fremdkörpern, also fern von mechanischer Beanspruchung, die eingewanderten Bindegewebszellen Fibrillen abscheiden. Die junge Bindegewebszelle ist fähig zur Selbstdifferenzierung. Da aber einerseits unter Wirkung eines kräftigen Zuges eine Masse von Fibrillenbündeln gebildet und geordnet wird, während andrerseits an derselben Stelle im Organismus zu derselben Zeit bei bedeutender Abschwächung des Zuges die jungen Bindegewebszellen noch völlig undifferenziert sind, ist es wohl erlaubt zu sagen: mechanischer Zug befördert die Differenzierung.

Auch die Masse der produzierten Zellen ist geringer als bei der gleich alten einfachen Tenotomienarbe. Das scheint die Bedeutung des Zuges noch nach einer andern Richtung zu beleuchten und darauf hinzudeuten, daß der Zug auch für den Grad der Proliferation nicht ohne Belang sei, wie das Borst ('03) vermutet hat. Jedoch, wenn wir auch oben zurückweisen konnten, daß wesentliche Ernährungsstörungen durch die Operation stattgefunden haben, so ist doch daran zu denken, daß vielleicht der Blutstrom in den Gefäßen nicht so

lebhaft ist, wie ohne Exstirpation der gesamten an die Achillessehne und die Fascie ansetzenden Muskulatur. Darum läßt sich aus diesem Versuch nicht mit Sicherheit auf eine Bedeutung des Zuges für die Proliferationsgröße schließen.

Die drei Fälle vom 15., 20. und 25. Tage, die ebenfalls noch einen wenig differenzierten Zustand der jungen Zellen in der Narbe aufweisen, lehren uns Ähnliches. In dem vorigen, 10 Tage alten Falle konnten wir mit Bestimmtheit die Abwesenheit von jungen Fibrillen feststellen. Hier erscheinen junge Fibrillenbündel in ganz spärlicher Weise. Zum größten Teil haben wir es aber mit sternförmigen Fibroblasten zu tun, die (wahrscheinlich) nur in ihrem Protoplasma Fibrillen enthalten.

Diese Sternzellen stellen, trotz der Fibrillen in ihrem Protoplasma, niedriger differenzierte Bindegewebszellen dar, als die Spindelzellen, welche, zusammenwirkend mit andern Spindelzellen, lange, von dem Protoplasma der Zelle sich isolierende Fibrillenbündel gebildet haben. Insofern können wir also von den meisten Zellen dieser Narbe sagen, sie seien weniger differenziert als die Zellen der gleich alten einfachen Tenotomienarbe. Wir dürfen also auch aus diesen Versuchen schließen, daß der mechanische Zug die Differenzierung der Bindegewebszellen, die Bildung des faserigen Bindegewebes begünstigt.

Wie in den Fällen vom 10. Tage sind auch hier die gebildeten Zellenmengen relativ gering, und doch können wir, wie oben, hieraus nicht mit Sicherheit schließen, daß der Zug die Proliferation selbst begünstige.

Die beiden andern Fälle vom 16. und 20. Tage mit der frühzeitigen Bildung von Bindegewebsfasern können die bisher gewonnenen Schlüsse nicht ungültig machen. Es ist klar, daß der Schrumpfungszug in den verschiedenen Fällen verschieden stark und zu ungleichen Zeiten eintreten kann, weil wir die Versuchsbedingungen nicht bis in die Einzelheiten in der Hand haben. Daß hier wirklich ein stärkerer Schrumpfungszug frühzeitig eingetreten ist, dafür spricht vielleicht, daß in der 20 Tage alten Narbe die Stümpfe so ungewöhnlich weit (9 mm) auseinandergewichen sind. Dieses starke Auseinanderweichen kann ja wohl kaum auf etwas anderm als Schrumpfung beruhen.

IV. Tenotomie mit Muskelexstirpation und querem Zug an einem in die Wunde eingeheilten Faden.

Versuchsanordnung.

Die Aufgabe, die mit dieser Versuchsreihe zu erledigen war, bestand darin, einen Zug auf das junge, nach Tenotomie entstehende Bindegewebe auszuüben, der quer zu dem nach einfacher Tenotomie wirkenden Muskelzug gerichtet ist.

Zu diesem Zweck wurde anfangs folgende Methode angewendet: Zunächst wurde die Muskelexstirpation und die Tenotomie ausgeführt; dann wurde ein Faden quer zur Achse des Unterschenkels in die Sehnenwunde so eingeführt, daß das eine Ende etwa mitten zwischen den beiden Stümpfen zu liegen kam, während das andre beträchtlich aus derselben herausragte. Die Haut wurde dann mit Vorsicht genäht, so daß das eine Ende des eingeführten Fadens an seiner Stelle liegen blieb, während das andre Ende frei aus der Hautnaht hervorragte. Ein darüber gelegter Gipsverband in Streckstellung des Fußes schützte die Narbe vorläufig vor jeder Beanspruchung. Nach 5 bis 7 Tagen wurde der Gipsverband vorsichtig eröffnet, unter Vermeidung jeder Bewegung im Talocruralgelenk. Das aus der Wunde heraushängende Ende des Fadens wurde nun an ein kleines Hölzchen angeknüpft. Dieses Hölzchen wurde quer auf den distalen Abschnitt des Unterschenkels mit einer Unterpolsterung aufgelegt — es lag stets dem unteren Sehnenstumpf auf — und so lange gedreht, bis sich der an ihn angeknüpfte, aus der Wunde herausragende Faden anspannte. In dieser Lage wurde das Hölzchen gehalten, während ein Assistent einen neuen Gipsverband anlegte, der das Hölzchen mit dem angespannten Faden und dem gestreckten Fuß fixierte. Nach weiteren 15—20 Tagen wurden die Tiere getötet, der Gipsverband vorsichtig geöffnet und der Spannungszustand des Zugfadens geprüft. Als Faden wurde sowohl Gummi, wie Seide benutzt. Gummi erwies sich als ganz unbrauchbar, da es kaum eine nennenswerte Verbindung mit dem Gewebe eingeht, auch später beim Mikrotomieren große Schwierigkeiten bereitet. Die Seide bewährte sich gut.

Zwei dieser Versuche gelangen gut[1]. Das Resultat war das folgende: Die Sehnenstümpfe standen sehr nahe beieinander, viel näher als bei den Versuchen mit Tenotomie und Muskelexstirpation allein. Der schmale, zwischen ihnen bleibende Raum wurde auf allen Schnit-

[1] Diese Versuche wurden 1902 auf der Anatomenversammlung demonstriert.

ten von einem Strange Spindelzellen mit neugebildeten Bindegewebsfasern eingenommen, der quer zur Richtung der Sehnenfasern verlief.

Dieser Strang schloß sich zu einem Teil an Fasern des subcutanen Bindegewebes, die ihrerseits durch junge Zellen mit dem Zugfaden verkittet waren, an; zum andern nicht unbedeutenden Teil bog er nach oben oder unten in die Fascie um.

Dieser Umstand ließ den Verdacht aufkommen, wie später näher erörtert werden wird, daß die Versuchsbedingungen nicht rein gewesen seien, daß bei dem Wechsel des Gipsverbandes am 5.—7. Tage versehentlich ein Aneinanderschieben der Stümpfe vorgekommen sei.

Es wurde daher eine neue Versuchsreihe begonnen. Die Muskelexstirpation und Tenotomie wurden wie gewöhnlich ausgeführt. Bei der Tenotomie wurde aber, um den Zwischenraum der Stümpfe zu vergrößern, ein etwa 2—3 mm großes Stück von dem unteren Sehnenstumpf abgeschnitten. Der Seidenfaden wurde wie oben in die Sehnenwunde gebracht. Das heraushängende Fadenende wurde gleich nach der Operation an einen besonders konstruierten Apparat angeknüpft. Eine rhombische Metall- oder Elfenbeinplatte von $3^1/_2$ cm Länge und 1 cm Breite hat in der Mitte ein für einen Seidenfaden passierbares Loch. Die beiden schmalen Seiten des Rhombus tragen je ein Klötzchen, von denen das eine von einem Muttergewinde in der Längsrichtung des Apparates, das andre von einem ebenso gerichteten und ebenso weiten Kanal durchbohrt ist. Durch den letztgenannten Kanal wird ein an einem Ende mit einem Gewinde, an dem andern mit einem Knopf versehener Stift eingeführt und in dem gegenüberliegenden Muttergewinde eingeschraubt. Das aus der Wunde heraushängende Fadenende wird nun, ohne jeglichen Zug an dem in der Wunde steckenden Teil, durch das in der Platte befindliche Loch durchgesteckt und an einer gekerbten Stelle in der Mitte des Stiftes angebunden. Der gut unterpolsterte Apparat liegt dem Unterschenkel stets an der medialen Seite an (es geschah regelmäßig beim Anbringen, daß er etwas weiter distalwärts zu liegen kam als beabsichtigt war, so daß der Zugfaden ebenfalls etwas nach distal zeigte) und wird jetzt durch einen Gipsverband, der auch hier das Talocruralgelenk in Streckstellung feststellte, in seiner Lage gehalten. In den noch frischen Gipsverband wird schließlich an der Stelle des Stiftknopfes ein Loch geschnitten, so daß dieser bequem für eine grobe Pinzette zugänglich ist. Es konnte so der Faden zu einer beliebigen Zeit durch Drehen des Stiftknopfes angespannt

werden, ohne daß der Gipsverband abgenommen oder sonst verändert zu werden brauchte.

Der Apparat ist unvollkommen genug. Trotz einer am Stiftknopf angebrachten Marke hat man keine genügende Herrschaft über die Quantität der Drehung. So ist es denn in einem Falle vorgekommen, daß ein übermäßiger Zug den Faden herausgerissen und einen neuen, das junge Gewebe zerstörenden Bluterguß hervorgerufen hat. Für eine Fortsetzung dieser Versuche sind exakter arbeitende Apparate wünschenswert.

Der geringe Druck des gut mit Verbandgaze unterpolsterten Apparates hat keine Schädigung oder Entzündung hervorgerufen. Nur muß man den Apparat an die mediale Seite anbringen, denn die Tiere liegen meistens auf der lateralen Seite des eingegipsten Beines.

Vier von den Versuchen, die mit diesem Apparate in der beschriebenen Weise ausgeführt wurden, sind wohlgelungen und sollen in folgendem beschrieben werden.

Versuch 1.

6 Tage nach der Operation wurde zum ersten Male an dem Faden gezogen. 9 Tage darauf, also 15 Tage nach der Operation, wurde der Zug durch nochmaliges Drehen an dem Stiftknopfe etwas vermehrt. Nach weiteren 11 Tagen, also 26 Tage nach der Operation, wurde das Tier getötet. Der Faden zeigte deutliche Spannung.

Die mikroskopische Untersuchung ergab im wesentlichen denselben Befund wie die vorhergehende, mit Wechsel des Gipsverbandes verbundene Versuchsreihe.

Auf Fig. 10 ist ein frontaler Längsschnitt durch die Narbe dargestellt. Die Sehnenstümpfe stehen sehr nahe beieinander, obgleich bei der Operation ein Stück Sehne excidiert worden war. Der schmale zwischen ihnen bleibende Raum ist ausgefüllt von einem quer verlaufenden Strange junger zellreicher Bindegewebsfasern. Nach lateral (d. h. auf der dem Zugfaden gegenüber liegenden Seite) und oben verbindet er sich (bei *Z.b.*) mit jungen Fasern, die von den Sehnenfasern an der lateralen Seite des oberen Stumpfes herkommen und nach medial umbiegen. Nach lateral und unten strahlt der quere Strang (bei +) in die Fascie ein.

Nach medial und unten (d. h. auf der Zugfadenseite) geht er (bei *Strg.*) in einen starken Strang von alten Bindegewebsfasern mit vermehrten Zellen über, der in der Subcutis liegt, schräg distalwärts nach

der Haut zieht und sich bei *Z.F.* dem Zugfaden anschließt. Der Zugfaden *Z.F.* ist aus der Sehnenwunde selbst heraus in die Subcutis gezogen worden, es steckt nur noch sein Ende in dem Gewebe; es ist stark ausgefasert und mit Rundzellen dicht infiltriert.

Der an den Zugfaden angeschlossene eben erwähnte Strang von Fasern der Subcutis geht nur zu einem Teil in den queren Strang zwischen den Sehnenstümpfen über. Zum andern größeren Teil strahlt er (bei $str._1$ und $str._2$) schräg gegen den oberen und den unteren Stumpf aus.

Aus den Sehnenfaserbündeln der Stümpfe kann man an mehreren Stellen deutlich Bündel von Spindelzellen herauskommen sehen; manche von diesen Bündeln schließen sich dem queren Strang an, indem sie nach medial, also in die Zugrichtung umbiegen (bei *Z.b.*). Nicht selten sieht man aber auch andre (zum Beispiel bei *g.Z.b.*), die nach lateral, also entgegen der Zugrichtung, in den queren Strang umbiegen. Auch die Sehnenbündel selbst der Sehnenstümpfe sind mit ihrem Ende bald in der Zugrichtung, bald entgegen der Zugrichtung des Zugfadens verbogen.

Die bei N_1, N_2 und N_3 gezeichneten resp. angedeuteten Seidenfäden gehören der ziemlich tief liegenden Hautnaht an. Zwischen N_2 und N_3 erstreckt sich ein nicht unbedeutender parallelfaseriger Strang jungen zellreichen Bindegewebes.

Nicht auf allen Schnitten der Serie bleibt das Bild dasselbe. So sehen wir Schnitte, bei welchen der Spaltraum zwischen den Stümpfen so eng ist, daß vielleicht nur zwei oder drei Spindelzellen nebeneinander Platz haben. Der quer verlaufende Strang, der sich in der ganzen Narbe auf jedem Schnitte findet, ist hier sehr fein, setzt sich nach lateral zwischen den sich nach der Narbe einsenkenden Fascienlappen bis in die Subcutis in querer Richtung fort. Nach medial und unten verhält sich der quere Strang wie in dem vorhin geschilderten Schnitt, d. h. er biegt in den nach dem Zugfaden führenden Bindegewebsstrang um. Nach medial und oben jedoch setzt er sich in die nach der Narbe umbiegende Fascie fort.

Versuch 2.

Es wurde an dem Zugfaden das erste Mal 5 Tage, ein zweites Mal 8 Tage nach der Operation gezogen. Das Tier wurde am 23. Tage nach der Operation getötet. Der Faden war deutlich fühlbar gespannt. Der Zug hatte 18 Tage gewirkt.

Die frontalen Längsschnitte dieser Narbe lassen sich in zwei

Gruppen teilen. Die erste Gruppe enthält den Zugfaden und gehört der ventralen Schicht der Narbe an. Ein Schnitt hieraus ist auf Fig. 11 dargestellt. Die Stümpfe stehen ziemlich nahe, wenn auch lange nicht so nah wie in dem vorigen Fall beieinander, und zwar in einer Entfernung von $1^1/_4$ mm. Der zwischen ihnen bleibende Raum ist von einem quer verlaufenden Strang von jungen zellreichen Bindegewebsfasern ausgefüllt. Dieser Strang biegt lateralwärts, d. h. auf der dem Zugfaden gegenüber liegenden Seite nach oben und unten in die Fascie um (bei $Z.b._1$ und $Z.b._2$); medialwärts schließt er sich zu einem Teil nach distal an den Zugfaden *Z.F.* an und an zellreiche Fasern der Subcutis (bei *Strg.*), die dem Zugfaden eng anliegen. Zum andern Teil biegt er nach oben in die Fascie um und geht auch zum Teil in die Subcutis über.

Auch hier findet man junge Fibrillenbündel aus den Sehnenstümpfen herauskommen, die zum Teil in der Richtung des Zugfadens, zum Teil entgegen dieser Zugrichtung sich dem neugebildeten queren Strang anschließen.

In der zweiten Gruppe von Schnitten, die einer dorsalwärts von der oben genannten Schicht entsprechen, ist von dem Zugfaden nichts mehr zu sehen. Die Narbe trägt hier, wie Fig. 12 zeigt, einen völlig verwirrt faserigen Charakter. Von medial und lateral strahlen aus der Fascie oben und unten junge Bindegewebsfasern schräg ein und verflechten sich miteinander und mit andern jungen Fasern, die in verschiedenen Richtungen aus den Sehnenstümpfen selbst herkommen.

Versuch 3.

Der Zugfaden wurde nur einmal und zwar 5 Tage nach der Operation angespannt, das Tier am 25. Tage nach der Operation getötet. Es war dies einer der ersten Versuche, die mit dem Zugapparat angestellt wurden, bei welchem die Lage des Zugfadens in der Sehnenwunde eine besondere Sicherung zu erfordern schien. Die Schlinge der fortlaufenden Hautnaht, die dem Zugfaden an der Stelle seines Durchtritts durch die Haut begegnete und ihn umfaßte, sollte ihn zugleich in seiner Lage fixieren und wurde deshalb tief durch das subcutane Gewebe und die Fascie gelegt, dann fest angezogen und damit unbeabsichtigt vom ersten Tage an ein querer Zug auf das Blutcoagulum und in dasselbe verlagerte alte Bindegewebsfasern ausgeübt.

Auf Fig. 13 ist ein Schnitt aus dieser Narbe abgebildet, in welchem die besprochene Schlinge der Hautnaht bei N_1 und N_2

teilweise getroffen, der Zugfaden selbst aber noch nicht getroffen ist. Daß N_1 und N_2 nicht der Zugfaden sind, sondern ein der Hautnaht angehörender Nähfaden, ergibt die Reihe der Serienschnitte.

Die Sehnenstümpfe stehen in größerem Abstande voneinander als in den vorhergehenden Fällen, in einer Entfernung von $2^3/_4$ mm. Der distale Teil des zwischen ihnen bleibenden Raumes ist (bei *Q.Strg.*) von einem quer verlaufenden Strang junger zellreicher Bindegewebsfasern erfüllt. Nach lateral, d. h. auf der der Zugseite gegenüber liegenden Seite, erstreckt er sich noch ziemlich weit in das subcutane Bindegewebe hinein (bei *str.*). Nach medial schließt er sich an den Teil N_1 der Hautnahtschlinge und an Bindegewebsfasern der Subcutis (bei *Strg.*) an, die in derselben Richtung der Strecke N_1 der Fadenschlinge eng anliegen. Ein kleines Bündel biegt bei + etwas nach unten ab, um sich der Strecke N_2 der Fadenschlinge anzulegen. Hier an dem unteren Stumpf konnten über denselben in die Zwischenmasse hineingelagerte Fascienfasern nicht beobachtet werden.

Über die aus dem unteren Sehnenstumpf hervorkommenden, dem queren Strang sich anschließenden jungen Fibrillenbündel ist hier dasselbe zu sagen wie schon in den Fällen vorher. Ein Teil biegt in der Zugrichtung, ein andrer Teil aber entgegen der Zugrichtung in den neugebildeten queren Strang um. (Es ließ sich dies bei der Kürze der Bündel auf dem Bilde nicht klar darstellen.)

Der obere Teil der Narbe besteht zum Teil aus lockerem, alten, wahrscheinlich aus der Subcutis hineinverlagerten Bindegewebe, zum Teil aus jungen Bindegewebssträngen, die aus dem oberen Stumpf entspringen und eine kurze Strecke weit von lateral und oben nach medial und unten verlaufen, ohne den queren Strang zu erreichen. Nur ein kleines Bündel (bei ++) ist im Zusammenhang mit der Strecke N_1 der Hautnaht.

Auf dem Schnitt, der in Fig. 14 abgebildet ist, ist von der Strecke N_2 nur ein Querschnitt zu bemerken. Die Strecke N_1 ist längs getroffen und stark mit Rundzellen angefüllt. Die Sehnenstümpfe stehen wie auf dem vorigen Schnitt nicht sehr nahe beieinander. Im unteren Teil des Zwischenraumes ist wiederum der quere Strang (*Q.Strg.*) zu sehen, der sich größtenteils der Strecke N_1 der Hautnahtschlinge anschließt.

Bei *Z.F.* ist der Zugfaden selbst getroffen, er steht der Sehnenwunde nicht genau gegenüber, sondern mehr dem unteren Sehnen-

stumpf. Von ihm und in seiner Fortsetzung erstreckt sich ein Strang junger Bindegewebsfasern, der sich dem unteren Rande des eben beschriebenen queren Stranges anschließt, bis zur Narbe, ohne sich weit in sie fortzusetzen.

Der obere Teil der Narbe ist wieder größtenteils aus verwirrt faserigen alten, in die Narbe verlagerten Bindegewebsfasern ausgefüllt.

Versuch 4.

Der Zugfaden wurde am 7. Tage nach der Operation ganz wenig angespannt; am 23. Tage nach der Operation wurde das Tier getötet. Der Faden war in Spannung.

Die Sehnenstümpfe stehen nicht sehr nahe beieinander, in einer Entfernung von 6 mm. Der Zugfaden hat eine äußerst ungünstige Lage. Er erstreckt sich durch die ganze Breite der Sehnenwunde von medial und dorsal schräg nach lateral und ventral, während in den andern Fällen der Faden nicht mehr im Zwischenraum zwischen den Sehnenstümpfen selbst, sondern medial (und distal davon) in der Subcutis lag. Trotzdem ist doch auch dieser Fall nicht ganz ohne Interesse. Denn auch hier setzt sich der Faden in einen jungen, zunächst queren Bindegewebsstrang fort, der allerdings sogleich aus der queren Richtung in die Längsrichtung der Fascie nach oben umbiegt.

Epikrise.

Aus dem vorstehenden ergiebt sich also: In allen sechs Fällen, in denen wir einen quer gerichteten Zug durch einen Seidenfaden auf das junge Keimgewebe der Tenotomiewunde ausgeübt haben, hat sich ein querer Strang junger, parallel geordneter Bindegewebsfasern ausgebildet. Ein solcher rein querer Strang konnte bei der Tenotomie mit Muskelexstirpation ohne queren Zug in keinem Falle beobachtet werden. Dieser quere Strang ist stets mit einem Teil seiner Fasern, meist durch Vermittlung von strangartig geordneten Subcutisfasern, mit dem Zugfaden in Verbindung. Zu einem andern, oft nicht unbedeutenden Teil geht er (auf der medialen Seite, der Seite des Zuges) in die Fascie über, die sich mit ihren durchschnittenen Fasern, um den Sehnenstumpf herumbiegend, in die Zwischenmasse hineingelegt hat.

Es fiel ferner besonders bei den ersten beiden auf der Anatomenversammlung 1902 demonstrierten Fällen, bei welchen am 6. Tage nach der Operation der Gipsverband gewechselt worden war, auf,

daß die Sehnenstümpfe so sehr dicht beieinander stehen. Von den später angestellten vier Versuchen, die ohne Wechsel des Gipsverbandes zu Ende geführt wurden, bei denen sogar einige Millimeter von den Stümpfen excidiert worden waren, zeigte einer wieder eine sehr bedeutende Näherung (Versuch 1), ein andrer ein weniger starkes, aber immerhin noch auffallend nahes Zusammenstehen (Versuch 2). Die beiden letzten Fälle hingegen zeigten einen Abstand wie im allgemeinen die Fälle nach Muskelexstirpation ohne queren Zug.

Schließlich hatten wir festzustellen, daß die aus den Sehnenstümpfen herauswachsenden jungen Fibrillen bald in der Zugrichtung, bald ihr entgegen sich an den queren Strang anschließen.

Danach stellt sich die Frage: Ist der quer zu der Richtung der Sehnenfasern laufende Strang in seiner bestimmt gerichteteten parallelfaserigen Ausbildung durch den eingelegten und angespannten Zugfaden bestimmt worden?

Nach meiner Demonstration der Bilder der zwei zu Anfang dieses Kapitels dargestellten Versuchsergebnisse auf der Anatomenversammlung zu Halle (1902) fragte Herr Waldeyer, ob auch Kontrollversuche mit Gipsverband ohne Fadeneinlage gemacht worden seien, indem er darauf hinwies, daß die betreffenden Zeichnungen der Präparate mit eingelegtem Faden die Sehnenenden stark einander genähert zeigten. Möglicherweise könnte daraus die quere Faserrichtung der Sehnennarbe erklärt werden.

Herr Roux äußerte dazu, daß die Kontrollversuche zwar vorliegen, daß ihm aber dies letztere Bedenken auch gekommen sei. Da aber der Gipsverband in diesen beiden, zur Zeit vorliegenden Versuchen schon am 5.—7. Tage nach der Operation gewechselt worden war, also zu einer Zeit, in welcher erst lauter polymorphe Zellen vorhanden sind, so konnte eine richtende Einwirkung der beim Verbandwechsel eventuell genäherten Stümpfe nicht im mechanischen Umbiegen schon vorhandener Spindelzellen oder gar Bindegewebsfasern bestanden haben; aber es wäre andrerseits doch nicht sicher auszuschließen, daß vielleicht noch eine uns nicht bekannte Einwirkung stattgefunden habe, weshalb weitere Experimente zur Aufklärung der besonderen Verhältnisse der geschilderten Befunde nötig seien.

Ich habe deshalb die oben erwähnte neue Versuchsanordnung mit einem Zugapparat gewählt, bei der ein Verbandwechsel nicht erforderlich war. Das junge Gewebe, das einmal im Entstehen war, blieb also unter den Bedingungen, wie sie bei der Operation geschäffen und durch Anspannen des Zugfadens gesetzt wurden.

Aber es ist nicht unmöglich, daß von vornherein bei dieser Versuchsreihe in den beiden Versuchen 1 und 2, die eine auffallende Näherung der Sehnenstümpfe zeigten, gleich nach der Operation durch das einmalige Anlegen des Gipsverbandes der obere Stumpf nach unten geschoben worden sei. In dem Falle 1, wo der Zwischenraum nur spaltförmig ist, könnte dies allerdings verhängnisvoll gewirkt haben, indem sich hier die jungen Zellen legten, wie es ihnen der Raum erlaubte. Oder man könnte annehmen, daß dauernd vom ersten Tage an ein Druck von oben her auf die Zwischenmasse gewirkt hätte. Dann hätte die Bildung des queren Stranges mit dem ausgeübten Zug nichts zu tun. Wie kommt es aber, daß ein Teil der jungen Fasern des queren Stranges durch Bündel subkutaner Fasern Anschluß an den Zugfaden haben? Es müßte also mindestens ein Anschluß der aus andrer Ursache in dieser Richtung gebildeten Fasern an den Faden stattgefunden haben, wenn nicht, wie ich auf Grund von andern Experimenten vermute, der Wirkung des Zugfadens ein Anteil an der Ausbildung des queren Stranges zukommt. Da die Versuchsbedingungen des Versuch 1 indessen nicht eindeutig sind, soll auch dieser Versuch für die theoretischen Schlüsse nicht verwertet werden.

In dem Versuch 2 jedoch ist der Zwischenraum zwar nicht sehr weit, er ist aber keineswegs ein so enger Spaltraum, daß die Zellen in ihm gezwungen wären, sich in der queren Richtung anzuordnen. Man könnte aber auch hier noch glauben, daß dauernd vom ersten Tage ein Druck von dem oberen Stumpf auf die Zwischenmasse ausgeübt worden wäre. Wenn nun wirklich der Druck von oben die Ursache der queren Anordnung der jungen Fasern wäre, dann wäre nicht einzusehen, warum hier nicht durch die ganze Narbe hindurch auf allen Schnitten der quere Strang zu beobachten ist. Wir haben aber gerade bei dieser Narbe gesehen, daß der quere Strang gerade auf den Schnitten ausgebildet ist, in denen auch der Faden, und zwar an den queren Strang angeschlossen, liegt. In den Schnitten, in welchen der Zugfaden nicht mehr vorhanden ist, ist eine verwirrt faserige Struktur entstanden.

Die Tatsache, daß ein querer Strang zu einem wesentlichen Teil im Anschluß an den gespannten Faden ausgebildet wurde, gegenüber dem Befunde einer verwirrt faserigen Anordnung in derselben Narbe, da wo der Faden fehlt, läßt wohl mit großer Wahrscheinlichkeit hervorgehen, daß hier der Zug und nicht der Druck des eventuell herabgedrückten oberen Stumpfes den queren Strang hat

entstehen lassen. Aber es bleibt noch zu erklären, wie es kommt, daß ein ebenfalls bedeutender Teil der queren Fasern sich auf der Zugfadenseite nicht an den Faden anschließt, sondern in die Fascie umbiegt. Erinnern wir uns dazu an die Art und Weise der Operation. Es wurde der Faden von medial her in die Sehnenwunde gesteckt, dabei mußte es fast immer geschehen, wenn nicht ein glücklicher Zufall es verhinderte, daß die durch den Operationsschnitt gebildeten Fascienstücke von medial in die Wunde hineingeschoben wurden. Die wenigen Millimeter, die der Faden am 6. Tage bei der Spannung herausgezogen wurde, konnten nicht genügen, dies wieder rückgängig zu machen. Diese quer in die Zwischenmasse verlagerten Fascienfasern müssen aber schrumpfen und auf das junge Keimgewebe, den Zug des Fadens unterstützend, einwirken. Und so kommt es, daß ein Teil der Fasern des queren Stranges auf der medialen Seite in die Fascie übergehen. Daß auf der lateralen, also auf der dem Zug gegenüberliegenden Seite, die Fascie oben und unten sich manchmal geradezu trichterförmig in den queren Strang einsenkt, ist vielleicht zu einem Teil auf Rechnung des Zuges zu setzen. Andrerseits darf man aber nicht vergessen, daß die losen Fascienstücke ohnedies die Neigung haben, sich in die Sehnenwunde zu legen.

In den beiden letzten Versuchen kann von einem Herunterschieben des oberen Sehnenstumpfes von vornherein nicht die Rede sein. Denn hier ist der Abstand der Stümpfe normal weit. Zudem ist bei dem Versuch 3 am unteren Stumpf, über dessen Ende der junge quere Strang vorbeizieht, von der Zugseite her die Fascie nicht in die Zwischenmasse hineingelagert. Hier ist dementsprechend nun auch der quere Strang ausschließlich an die angespannte Fadenschlinge resp. an dieser angeklebte Subcutisfasern angeschlossen. Auch der von dem eigentlichen Zugfaden ausgehende junge Bindegewebsstrang stellt einen eindeutigen Befund dar. Hier ist also von zwei Zugkräften aus je ein junger Bindegewebsstrang in der Richtung dieser Kräfte, rechtwinkelig zu der Richtung des normalerweise bei einfacher Tenotomie sich bildenden Längsstranges, entstanden.

Daraus geht hervor, daß dem mechanischen Zuge eine wesentliche Bedeutung bei der Ausbildung dieser Bindegewebsstrukturen zukommt.

Um das Ergebnis nochmals zu prüfen und noch reiner zu gewinnen, werde ich in den nächsten Versuchen den Zwischenraum

zwischen den Sehnenstümpfen durch Annähern des proximalen Stumpfes mit seinem proximalen Ende an der äußeren festen Umgebung so weit erhalten, daß der von dem Zugfaden ausgehende Faserstrang besser isoliert von den von der Fascie aus umbiegenden Fasern verlaufen kann. Ferner werde ich in einigen Versuchen einen Faden quer einlegen, an welchem nicht gezogen wird.

Es muß schließlich noch an einen Befund erinnert werden, der uns zeigt, daß nicht bloß der mechanische Zug allein richtungsbestimmend bei der Bildung der Bindegewebsfasern ist. Wir hatten gesehen, daß aus den Sehnenfasern der Stümpfe einige junge Fibrillenbündel herkommen, die sich in der dem Zuge entgegengesetzten Richtung dem queren Strang anschließen, die also statt nach medial, wohin der Zug wirkte, nach lateral umbogen, sich also in eine Richtung legten, in der sie durch den Zug entspannt werden müssen.

Diese Beobachtungen können angesichts der oben gegebenen Befunde und Beweisführungen nicht imstande sein, das gewonnene Resultat von der Bedeutung des mechanischen Zuges umzuwerfen. Wohl aber deuten sie darauf hin, daß, wie Roux bereits auf der Anatomenversammlung 1902 bei der Diskussion erwähnte, außer dem mechanischen Einfluß noch andere uns zur Zeit unbekannte Faktoren die Lage und Richtung der Bindegewebsfasern bei ihrer Bildung bestimmen können. Darauf deuteten auch die Beobachtungen, daß bei der einfachen Tenotomienarbe in den ersten Stadien außer den distalwärts und proximalwärts strebenden Bündeln einige, wenn auch sehr wenige Bündel in abweichender, unregelmäßiger Weise verlaufend, in der Zwischenmasse vorkommen.

Schlußepikrise.

Unsre Versuche haben bis zu einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit erwiesen, daß die Beanspruchung eines jungen Bindegewebeblastems, d. h. also mechanischer Zug, die Differenzierung der Bindegewebsfasern begünstigt, ferner die typische Anordnung der Elemente wesentlich beeinflußt und schließlich lebenerhaltend auf die Fasern wirkt.

Es bleibt uns jetzt noch zu erörtern übrig, wie die Wirkungsweise dieser Beanspruchung in unsern Versuchen vorzustellen ist. Die Begünstigung der faserigen Differenzierung und die Erhaltung der produzierten Fasermassen finden ihre beste Deutung durch die am Anfang dieser Arbeit geschilderte Theorie Roux's von der trophi-

schen Wirkung des funktionellen Reizes. Danach regt der funktionelle Reiz, in unserm Falle der mechanische Zug, die gestaltliche Assimilation der Zellen, welche er trifft, an, er veranlaßt sie zu energischer Betätigung ihrer plastischen Fähigkeiten, und diese besteht bei den hier in Rede stehenden Zellen in der Bildung von Bindegewebsfasern. Auch die Erhaltung der Lebensfähigkeit der Fasern bei funktioneller Beanspruchung, die starke Atrophie im Querschnitt bei qualitativ ungenügendem (in unserm Falle konstantem statt intermittierend wirkendem) Zug finden eine ungezwungene Erklärung in der Theorie vom trophischen Reize und sind daher geeignet, diese allgemeine Theorie auch als für das Bindegewebe gültig zu festigen. Die von Roux angeführte Atrophie einer nicht funktionierenden Sehne, die von Lange beobachtete Hypertrophie eines Bindegewebsstranges nach Sehnenplastik, die von Schradick beschriebene Bildung einer dauernd funktionstüchtigen festen Sehne aus dem mehr lockeren Bindegewebe der Umgebung eines Muskels, der an einem Ende vom Knochen gelöst worden war, die von Seggel angegebene Beobachtung, daß bei Abschwächung der Funktion weniger Fibrillen sich vorfanden, geben ihr in demselben Sinne eine weitere Stütze.

Weit schwieriger ist es zu entscheiden, wie in unsern Versuchen die Bestimmung der Richtung der Fasern durch den Zug stattgefunden hat. Auf den ersten Blick erscheint die Frage ja vielleicht sehr einfach. Der bestimmt gerichtete Zug könnte die Fasern in die bestimmte Richtung zerren, und so die typischen Strukturen entstehen lassen. In erster Linie ist nun aber zu bedenken, daß in unsern Versuchsanordnungen der Zug seine richtende Wirkung geltend machte, bevor überhaupt eine faserige Differenzierung stattgefunden hatte. Bei der einfachen Tenotomie setzt er sofort, bei der Tenotomie nach Ischiadicusneurectomie sehr bald ein, bei den Versuchen mit Muskelexstirpation, kombiniert mit querer Spannung, begann er ebenfalls frühzeitig, in einem Falle, in welchem der Zug durch die Nahtschlinge ausgeübt wurde, am 1. Tage, in den andern Fällen[1]) am 5. bis 8. Tage nach der Operation, bevor eine Differenzierung stattgefunden hat. Der Einfluß des Zuges macht sich also auf die Zellen geltend, bevor überhaupt Fasern, die zurecht gezerrt werden könnten, da sind. Seine Wirkung spricht

[1]) Nur bei Versuch 1 wurde später, am 15. Tage nach der Operation, zum zweiten Male an dem Faden gezogen. Am 15. Tage können allerdings schon Fasern abgeschieden worden sein. Der Versuch 1 ist aber schon aus andern Gründen von der theoretischen Verwertung ausgeschlossen worden.



sich aber gleichwohl darin deutlich aus, daß in der Zugrichtung bestimmt geordnete Bündel von Spindelzellen auftreten. Die jungen Bindegewebszellen, die durch die lebhafte Proliferation ohne Einwirkung des Zuges gebildet worden sind, sind gar nicht alle spindelförmig; es sind zum großen Teil sternförmige und polymorphe Zellen (s. Anm. S. 203), unter denen nur zum geringen Teile auch Spindelzellen sich finden, wie dies aus meiner dritten Versuchsreihe hervorgeht. Diese sternförmigen und polymorphen Zellen nehmen also unter dem Einfluß des Zuges Spindelform an.

Es handelt sich einmal um einen geweblich-differenzierenden Einfluß des funktionellen Reizes, die Umwandlung polymorpher und sternförmiger Zellen in Spindelzellen, der dem richtenden voraus oder mit ihm Hand in Hand gehen muß. Wenn die Zellen erst langgestreckte zweipolige Gebilde sind, könnte man wohl ein rein mechanisches passives Ordnen derselben sich als möglich denken, obgleich es schwer vorstellbar ist, wie der konstante Zug des Seidenfadens eine solche rein mechanische Ordnung bewirken soll.

Aber auch noch andre Tatsachen sind dieser Deutung schwer zugänglich. Eine 8 oder 10 Tage alte einfache Tenotomienarbe zeigt eine innige, einem bestimmten Typus folgende Verflechtung ihrer jungen Fasern. Sie nimmt aber, wie wir oben gesehen, in der weiteren Entwicklung eine regelmäßig parallelfaserige Struktur an. Diese Umwandlung läßt sich kaum durch rein mechanisches Zurechtziehen vorstellen, denn die Durchflechtung der Fasern ist eine zu komplizierte und feste. Rouxs Annahme von der trophischen Wirkung des funktionellen Reizes wird der Aufgabe besser gerecht. Sobald die Sehnenstümpfe selbst an das junge Gewebe angreifen können, wird der Hauptzug in der Längsrichtung gerade von oben nach unten und von unten nach oben ausgeübt. Alle Zellen und Fasern, welche nicht in dieser Richtung liegen, werden stärker gespannt als die nicht in ihr gelegenen, letztere werden also weniger stark von dem trophischen Reize getroffen, sie werden daher gegenüber den in der neuen Zugrichtung liegenden und gekräftigten Zellen und Fasern geschwächt, minderwertig und müssen, in dieser Konkurrenz mit den in der Zugrichtung liegenden Elementen um den trophischen Reiz, zugrunde gehen. Es kann aber die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daß gleichzeitig der Zug, den geschilderten Prozeß unterstützend und abkürzend, auch rein mechanisch ordnend wirkt, indem er minder fest verflochtene Bündel in die Längsrichtung zieht.

Zusammenfassung.

1) Die Aufgabe war experimentell zu prüfen, welchen Einfluß mechanischer Zug auf die Bildung faserigen Bindegewebes ausübt. Zu diesem Zweck wurden vier Versuchsreihen angestellt.

2) In der ersten Versuchsreihe mit einfacher Tenotomie der Achillessehne wurde die Entwicklung jungen, keimenden Bindegewebes unter dem steten Einfluß des kräftigen intermittierenden Zuges der Muskulatur untersucht und festgestellt, daß in den ersten 10 Tagen eine kompliziert verflochtene, aber, wie ich erkannte, nach einem bestimmten, den zeitigen mechanischen Verhältnissen entsprechenden Typus gebaute Narbe entsteht, daß diese aber weiterhin zu einer regelmäßigen längs- und parallelfaserigen Struktur umgearbeitet wird.

3) In der zweiten Versuchsreihe wurde die Entwicklung desselben, nach Tenotomie der Achillessehne auftretenden Keimgewebes, bei gleichzeitiger Neurectomie des Nervus ischiadicus (an seinem Austritt aus dem Becken), untersucht. Es ergab sich, daß die Differenzierung der Bindegewebszellen, unter dem Einfluß des anfangs stark abgeschwächten Zuges, etwas verzögert wird, daß später aber mit zunehmendem Schrumpfungszug der der Nerven beraubten Muskulatur und der entspannten Bindegewebsfasern, wie bei der einfachen Tenotomie, eine regelmäßige längs- und parallelfaserige Narbe entsteht. Dieselbe erleidet weiterhin einen starken Schwund im Querschnitt.

4) In der dritten Versuchsreihe wurde die Entwicklung desselben Gewebes, das aber hier dem Einflusse des Muskelzuges durch Exstirpation der gesamten an die Achillessehne ansetzenden Muskulatur völlig entzogen war, verfolgt. Dabei wurde beobachtet, daß eine bedeutende Verzögerung der Differenzierung der jungen Bindegewebszellen statthat, und daß die später gebildeten Bindegewebsfasern in atypischer, regelloser Weise miteinander verflochten sind.

5) In der vierten Versuchsreihe wurde auf dasselbe nach Exstirpation der Muskulatur entstehende Keimgewebe ein quer gerichteter, konstant wirkender Zug durch einen eingeheilten Seidenfaden ausgeübt, der zu einer Zeit einsetzte, wo Bindegewebsfasern noch nicht abgeschieden sein konnten. Es ergab sich, daß sich ein quer gerichteter Strang junger Bindegewebsfasern ausbildete, dessen Entstehung bei einigen Versuchen mit Sicherheit ursächlich auf den Zug des Seidenfadens zurückgeführt werden konnte.

6) Aus der Gesamtheit dieser Versuche wurde geschlossen, daß

mechanischer Zug die Differenzierung faserigen Bindegewebes begünstigt, einen wesentlichen Einfluß auf die Richtung der Bindegewebsfasern ausübt und lebenerhaltend auf die gebildeten Fasern wirkt.

7) Zum Schlusse wurde versucht, dem Wesen dieser Wirkungsweisen etwas näher zu treten und dabei die Ansicht gewonnen, daß die auf der trophischen Wirkung des funktionellen Reizes beruhende Theorie Roux's den Tatsachen am besten gerecht wird.

Am Schlusse dieser Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Chef, Herrn Geheimrat Professor Dr. Roux, meinen herzlichsten Dank für die Anregung zu dieser Arbeit und für die bedeutsame Förderung bei ihrer Ausführung auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

'65. His, W., Die Häute und Höhlen des Körpers. Acad. Programm. Basel 1865, cit. nach Roux, Ges. Abh. '95, S. 212 u. 228.

'68. —— Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

'74. —— Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

'76. Ziegler, E., Untersuchungen über pathologische Bindegewebs- und Gefäßneubildung. Würzburg 1876.

'80. Roux, Wilh., Ueber die Leistungsfähigkeit der Principien der Descendenzlehre zur Erklärung der Zweckmäßigkeiten des thierischen Organismus. Breslau 1880. Auch Gesammelte Abhandl. über Entwickelungsmechanik. Bd. I. 1895.

'81. —— Der züchtende Kampf der Theile oder die »Theilauslese« im Organismus, zugleich eine Theorie der funktionellen Anpassung. 1881. Auch in: Ges. Abh. Bd. I. S. 135—437.

'81. Bardeleben, K., Muskel und Fascie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. S. 390. 1881. (S. auch Roux, Ges. Abh. Bd. I. S. 180.)

'83a. Roux, Wilh., Structur eines hochdifferenzierten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin). 1883. Ges. Abh. Bd. I. S. 458.

'83b. —— Ueber die Selbstregulation der »morphologischen« Länge der Sceletmuskeln des Menschen. 1883. Ges. Abh. Bd. I. S. 575.

'83. Strasser, H., Zur Kenntnis der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskulatur. Stuttgart 1883.

'83. Weismann, Aug., Über die Vererbung. Jena 1883.

'84. Krause, W., Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1884.

'84. Luchsinger, B., Zur Architectur der Semilunarklappen. Pflügers Archiv f. d. ges. Phys. Bd. 34. S. 291. 1884.

'84. Thürler, Louis, Studien über die Function des fibrösen Gewebes. Diss. inaug. Zürich 1884.

'85. Roux, Wilh., Einleitung zu den Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXI. München, Juli 1885. Ges. Abh. '95. S. 1.

'87. Marchand, F., Ueber den Einheilungsprozess von Fremdkörpern. Tagebl. d. 60. Vers. deutsch. Naturforscher in Wiesbaden. S. 270. 1887.

'88. —— Untersuchung über die Einheilung von Fremdkörpern. Zieglers Beitr. z. path. Anat. u. allg. Pathologie. Bd. IV. 1888.

'91. Viering, W., Experimentelle Untersuchung über die Regeneration des Sehnengewebes. Virchows Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med. Bd. 125. Folge XII, Bd. V. S. 252. 1891.

'92. Roux, Wilh., Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. v. Merkel u. Bonnet. Bd. II. 1892.

'92. Weismann, Aug., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

'92. —— Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena 1892.

'93. Enderlen, Ueber Sehnenregeneration. Archiv f. klin. Chirurgie. Bd. 46. S. 563. 1893.

'94. Yamagiva, Zellenstudien an sich regenerierendem Sehnengewebe. Virchows Arch. f. path. Anat. u. Phys. u. f. klin. Med. Bd. 135. S. 308. 1894.

'95a. Roux, Wilh., Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik. 2 Bde. Leipzig 1895.

'95b. —— Einleitung zum Archiv f. Entw.-Mech. Bd. I. 1895.

'96. Kümmel, Über Sehnenplastik. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte. 68. Vers. zu Frankfurt a. M. 2. Teil, 2. Hälfte. S. 116. 1896.

'97. v. Ebner, V., Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. S. 469. 1897.

'00. Schradieck, Constant., Untersuchungen an Muskel und Sehne nach der Tenotomie. Inaug.-Dissert. Rostock 1900.

'01. Marchand, F., Der Process der Wundheilung mit Einschluss der Transplantation. Deutsche Chirurgie, herausg. v. v. Bergmann und v. Bruns. Lief. 16. Stuttgart 1901.

'01. Ricker, G., Beiträge zur Lehre von der Atrophie und Hyperplasie. Virchows Arch. f. path. Anat. u. Phys. u. f. klin. Med. Bd. 165. S. 263. 1901.

'02. Lange, Fritz, Weitere Erfahrungen über seidene Sehnen. Münchner med. Wochenschr. Jahrg. 1902. Nr. 1. S. 10.

'02. Levy, Oscar, Ueber Versuche zur Frage von der functionellen Anpassung des Bindegewebes. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. auf d. 16. Vers. zu Halle a. S. S. 58. 1902.

'02. Maximow, Alexander, Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. 5. Supplementheft v. Zieglers Beitr. z. path. Anat. u. z. allg. Pathol. Jena 1902.

'02. Roux, Wilh., Über die Selbstregulation der Lebewesen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1902.

'02. Triepel, H., Ueber das Verhältnis zwischen Muskel und Sehnenquerschnitt. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 16. Vers. zu Halle a. S. 1902.

'02. Weismann, Aug., Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.

'03. Borst, Max, Ueber die Heilungsvorgänge nach Sehnenplastik. Zieglers Beiträge z. path. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 34. H. 1. S. 41. 1903.

'03. Haak, Karl, Vergleichende Untersuchung über die Muskulatur der Gliedmaassen und des Stammes bei der Katze, dem Hasen und Kaninchen. Inaug.-Dissert. Bern 1903.

'03. MAAS, OTTO, Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (Entwicklungsmechanik). Wiesbaden 1903.

'03. RUBIN, RICHARD, Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration bei Amphibien. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XVI. H. 1. S. 21. 1903.

'03. SEGGEL, RUDOLF, Histologische Untersuchungen über die Heilung von Sehnenwunden und Sehnendefecten. Beitr. z. klin. Chirurgie. Bd. 37. S. 342. 1903.

'03. TRIEPEL, H., Der Querschnittskoefficient des Muskels und seine biologische Bedeutung. Anat. Hefte, herausg. v. FR. MERKEL u. R. BONNET. Bd. 22. H. 69. 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung.

A.	Arterie,	*q.Ff.*	Querfasern der Fascie,
B.	unregelmäßige Bündel,	*Q.Strg.*	querer Strang,
Cp.	Kapillaren,	*Blk.* / *r.Blk.*	rote Blutkörperchen,
d.w.	distalwärts in die Zwischenmasse einstrahlende Bündel,	*sbc.Gew.*	subcutanes Gewebe,
Fbr.	Fibringerinnsel,	*S.Strg.*	Seitenstrang,
gr.	gerade verlaufendes Bündel,	*str.*	ausstrahlende Fasern,
g.Z.b.	entgegen der Zugrichtung umbiegend,	*Strg.*	Strang von Bindegewebsfasern,
		u.St.	unterer Sehnenstumpf,
lat.	lateral,	*V.*	Vene,
l.Ff.	Längsfasern der Fascie,	*verl.F.*	verlagerte Fasern,
med.	medial,	*Z.*	Leukocyten und polymorphe junge Bindegewebszellen,
N.	Hautnaht,		
o.St.	oberer Sehnenstumpf,	*Z.b.*	in der Zugrichtung umbiegend,
p.w.	proximalwärts in die Zwischenmasse einstrahlende Bündel,	*Z.F.*	Zugfaden.

Tafel XI—XIII.

Fig. 1. 3 Tage alte einfache Tenotomienarbe. Frontalschnitt.
Fig. 2. 5 Tage alte einfache Tenotomienarbe. Frontalschnitt.
Fig. 3. 8 Tage alte einfache Tenotomienarbe. Frontalschnitt.
Fig. 4. 10 Tage alte einfache Tenotomienarbe. Frontalschnitt.
Fig. 5. 10 Tage alte einfache Tenotomienarbe nach Muskelexstirpation. Frontalschnitt.
Fig. 6. 15 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation. Frontalschnitt.
Fig. 7. 20 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation. Frontalschnitt.
Fig. 8. 30 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation. Frontalschnitt.
Fig. 9. 30 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation. Frontalschnitt.
Fig. 10. 26 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation mit querem Zug. Frontalschnitt.
Fig. 11. 23 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation mit querem Zug. Frontalschnitt.
Fig. 12. Dieselbe Narbe wie in Fig. 11, Frontalschnitt, in dem der Zugfaden nicht getroffen ist.
Fig. 13. 25 Tage alte Narbe nach Muskelexstirpation. Frontalschnitt.
Fig. 14. Dieselbe Narbe wie in Fig. 13. Frontalschnitt.

Rigenerazione naturale eteromorfica dell' oftalmopodite in Palinurus vulgaris.

Per il

Dott. V. Ariola.

Con tavola XIV.

Eingegangen am 18. Januar 1904.

Mentre i casi teratologici nei Crostacei, dovuti a sdoppiamento di dactilopodite, aumento numerico di parti e fenomeni dello stesso ordine, finora descritti, sono in numero cospicuo, e la letteratura, antica come recente, ricca, al contrario gli esempi di rigenerazioni appendicolari, passanti dalla loro forma ad altra, con caratteristiche più o meno differenti dalle primitive, sono assai rari.

Anzi dirò che nessun caso, per ciò che risulta alle mie ricerche bibliografiche, si trova segnalato, dopo quello riscontrato da ROGET in un *Palinurus penicillatus* dell' isola Maurizio, e ricordato da A. MILNE-EDWARDS [1]). Consisteva nel fatto che nell' anello oftalmico, al posto dell' occhio sinistro si trovava un filamento pluriarticolato, di circa 4 cm, simile in tutto alla ramificazione terminale di un' antenna.

E concludendo nel senso di SAVIGNY e H. M. EDWARDS, quell' A. ammetteva che »les pédoncules mobiles des yeux des Crustaces podophthalmaires, les mâchoires et les pattes de ces animaux sont des organes analogues«.

Questo concetto, introdotto nella scienza da SAVIGNY e sviluppato poi da H. MILNE-EDWARDS, venne in seguito affermato dalla embriologia, che dimostrava la omologia nelle appendici dei singoli somiti

[1]) Sur un cas de transformation du pédoncule oculaire en une antenne, observé chez une Langouste; in: C. R. Ac. Sc. Paris. T. 59. 2ème sem. p. 710. 1864.

del corpo dei Crostacei, e le differenze nelle caratteristiche essere la resultante di modificazioni secondarie impresse a differenti termini di una serie di organi omonimi e omogenei.

Più presso a noi dei Biologi hanno con esperienze dirette, a mezzo di amputazioni artificiali di alcune di tali appendici, constatato direttamente le vedute teoriche [1]). Ed è a sostegno di tali concetti che mi piace, in questa nota, di riferire intorno alla sostituzione di un organo antennale al posto dell' oftalmopodite, riscontrata in un' Aragosta che era stata portata sul mercato di Genova [2]), il 13 Giugno 1903. Osservando l'animale si resta immediatamente colpiti dal fatto che al posto dell' occhio destro si vede un organo cirriforme, della lunghezza di circa 16 mm. (fig. 1).

Con ogni verosimiglianza il fenomeno non si produsse durante lo sviluppo dell' animale, quale caso teratologico naturale, ma in seguito ad asportazione prodotta da trauma, o per opera di qualche animale. E tale modo di vedere viene suffragato dalla constatazione che la lamina rostrale destra, sovrastante l'occhio, solida e resistente, presenta visibile l'effetto di una troncatura, e delle diverse branche che costituiscono il rostro stesso, la maggiore e più sporgente è sostituita da un breve moncone (fig. 1).

Conseguentemente, allo stesso modo deve essere avvenuto per l'oftalmopodite, che, essendo stato solo in parte asportato, lasciò in posto il petiolus, dal quale si generò la nuova formazione; le regioni soppresse sono: la cornea, il bulbo oculare, l'endopodite e il così detto ligamento che congiunge l'endopodite al petiolus o protopodite (fig. 2).

Questo difatti si presenta troncato e leggermente ristretto alla sua parte distale, dove si origina la neoformazione; l'aspetto di essa è quello di un cirro, e di cui, già a prima vista, la natura si rivela essenzialmente differente dalla porzione asportata. Con una più attenta osservazione si comprende poi come essa sia da ricondursi al tipo degli arti antennali e perciò da riguardarsi quale eteromorfosi.

Il nuovo organo, come sopra ho accennato, si presenta sotto l'aspetto cirriforme, incurvato a più riprese e somigliante ad un cor-

---

[1]) C. Herbst ha studiato la rigenerazione artificiale dell' oftalmopodite nei Crostacei e ne ha riferito in varie memorie; vedi: Archiv f. Entw.-Mech. 1896, 1899, 1902.

[2]) Riporto le dimensioni dell' esemplare di cui si parla, e che venne acquistato dal Museo zoologico dell' Università di Genova: lunghezza totale cm. 78, di cui 49 appartengono alle antenne, 10 al cefalotorace, 19 all' addome.



netto, risultante di tre segmenti di archi con le concavità opposte e disegualmente sviluppate. Il primo arco, che si forma alla origine dell' organo, è molto sviluppato e ampio ed ha la concavità rivolta verso l'interno; il secondo, che guarda l'esterno, è più breve e fa parte di una circonferenza a raggio corto, mentre l'ultimo è nuovamente rivolto all' interno e presenta una curva assai aperta. È fornito di ciuffetti di piccoli peli, assai visibili nella seconda metà terminale. Già a lieve ingrandimento esso rivela la sua struttura esteriore di appendice articolata, e formata di segmenti metamerici; sono in numero di 45, a forma discoidale o cilindroide, e che per il loro aspetto si possono ripartire in tre gruppi, non corrispondenti alle tre regioni che costituiscono gli archi notati (fig. 3).

La prima serie, che forma la base dell' appendice, è data da 8 anelli cospicui, di aspetto vario, discoide o a cuneo, asimmetrici e irregolari; sono sovrapposti l'uno all' altro, talora compenetrandosi, talora incompletamente fusi; il loro diametro trasversale è in tutti quasi uguale, non così quello longitudinale che è assai variabile; alcuni, ma non tutti, presentano nel loro margine superiore una o più setole brevi, invisibili ad occhio nudo, rigide e robuste come spine; il primo supera notevolmente in dimensione tutti gli altri.

Gli anelli del secondo gruppo si distinguono nettamente dai primi per varii caratteri, relativi alla forma e disposizione e alle setole di cui sono forniti; essi sono in numero di ventotto e hanno aspetto prettamente discoidale, con diametro trasversale assai maggiore del longitudinale, nel quale sono per lo più uguali tra loro; procedendo verso la parte apicale il diametro si va gradatamente restringendo, e l'ultimo della serie è quasi metà del primo. Questa regione somiglia molto ad un frammento di strobilo, nel quale la maggioranza dei segmenti è fornita di un carattere assai importante, quale è la presenza di numerosi ciuffi di peli, distintamente visibili anche ad occhio nudo; essi sono collocati dalla parte concava che corrisponde all' esterno e disposti su quattro file, per ciascun anello, due esterne laterali, risultanti da peli corti, e due nella parte mediana, con peli lunghi e setolosi, incrociantisi tra loro. Oppostamente a questi, al lato convesso ogni anello porta un paio di peli brevi ma rigidi.

L'ultimo tratto dell' appendice è costituito di nove anelli, distinti dagli omonimi per il diametro longitudinale, generalmente maggiore del trasversale, in modo da assumere spesso un aspetto decisamente cilindroide; in alcuni tuttavia i due diametri sono uguali tra loro; l'ultimo anello è terminato da una superficie curva.

I peli delle due regioni accennate sono setoliformi, lunghissimi in confronto dei monconi di cui sono forniti gli anelli della prima regione. Sono costituiti da un astuccio consistente, della stessa sostanza dello scheletro, ma assai flessibile; presentano una fila longitudinale di peluzzi secondari, disposti a modo delle barbe di una penna (fig. 4).

Tanto lo stelo principale che quello dei peluzzi laterali non rivelano articolazione di sorta e il loro asse appare continuo.

Il confronto dell' organo rigenerato coi differenti arti dell' Aragosta, ci conduce a stabilire per esso una singolare somiglianza con uno dei due cornetti che costituiscono la regione terminale delle antennule. Come si sa, le due paia di organi antennali sono formate da un tronco triarticolato; alla sommità di quello dell' antenna prende inserzione l'unico ramo molto sviluppato, risultante da un grandissimo numero di anelli, e fornito di spine e di peluzzi, e con questo nessuna affinità esiste.

Il tronco dell' antennula invece dà luogo a due rami di natura tattile, non molto dissimili tra loro, e che sono l'esopodite e l'endopodite. La eteromorfosi, generatasi sull' oftalmopodite, per l'aspetto, per la disposizione dei segmenti e dei peli, somiglia all' esopodite, dal quale tuttavia si differenzia per un numero maggiore di metameri; dall' occhio adunque si è originato un organo tattile, a quello evidentemente inferiore, con ritorno a carattere atavico.

L'Herbst, nelle citate esperienze da lui fatte ha ricercato la spiegazione di questo fenomeno; ma le sue interpretazioni meritano di essere discusse, ciò che mi propongo di fare in un prossimo lavoro.

Genova, Museo zoologico della Università, Novembre 1903.

Zusammenfassung.

Der Vergleich des regenerierten Organs mit den verschiedenen Gliedmaßen der Languste führt uns zur Aufstellung einer einzelnen Ähnlichkeit mit einem der beiden Hörnchen, welche den Endbezirk der Antennula bilden. Bekanntlich werden die beiden Paare von Antennenorganen von einem dreigliedrigen Stamme gebildet. An der äußersten Spitze desselben nimmt der einzige sehr entwickelte Zweig der Antenne seinen Ursprung, welcher aus einer sehr großen Zahl kleiner Ringe besteht, mit Stacheln und Härchen besetzt ist und mit dem fraglichen Organ keinerlei Ähnlichkeit zeigt.

Der Stamm der Antennula dient dagegen zwei Zweigen taktiler Art zum Ursprung, die untereinander nicht sehr verschieden sind und welche den Exopoditen und den Endopoditen vorstellen. Die Heteromorphose, auf dem Ophthalmopoditen entstanden, ähnelt im äußern Anblick durch die Anordnung der Segmente und der Haare dem Exopoditen, von welchem sie sich immerhin durch eine größere Zahl von Metameren unterscheidet. Aus dem Auge ist also hier ein Organ des Tastsinns entstanden, ein jenem gegenüber offenbar weniger hochstehendes Organ, unter Rückkehr zu einem atavistischen Charakter.

Spiegazione della tavola XIV.

Fig. 1. Porzione cefalica, privata delle appendici, per mostrare l'oftalmopodite con la eteromorfosi rigenerata; si vede anche l'asportazione della branca principale del rostro (grandezza naturale).

Fig. 2. Oftalmopodite isolato con eteromorfosi; *c* cornea, *bo* bulbo oculare, *en* endopodite, *l* ligamento, *prp* protopodite o petiolus, *l'* ligamento (fig. semi-schematica).

Fig. 3. Eteromorfosi isolata (molto ingrandita).

Fig. 4. Setola con i peli secondari (molto ingrandita).

Über Gewebsveränderungen der künstlich erzeugten Kyphose der Schwanzwirbelsäule des Kaninchens.

Von

Dr. M. Matsuoka.

(Aus dem pathologischen Institut der Universität Göttingen.)

Mit Tafel XV.

Eingegangen am 26. Januar 1904.

Im Jahre 1898 hat Ribbert über Veränderungen der abnorm gekrümmten Schwanzwirbelsäule des Kaninchens berichtet[1]). Diese Experimente sind bisher von keiner Seite wiederholt worden. Es schien mir aber von Interesse, sie mit einer Modifikation nochmals anzustellen. Ribbert experimentierte so, daß er die physiologische, dorsal-konkave Krümmung verstärkte. Ich verkrümmte die Schwanzwirbelsäule des Kaninchens, die Konkavität ventralwärts gerichtet, erzeugte also eine Kyphose, und fixierte das letzte Ende des Schwanzes durch einen starken Faden an dem Weichteile der Schwanzwurzel. Durch abnorme Verkrümmung der Schwanzwirbelsäule nach der physiologisch wenig beweglichen, ventralen Seite trat manchmal Bruch des Wirbelknochens ein, was für meinen Zweck des histologischen Studiums nicht brauchbar war. Bei vorsichtiger Verkrümmung entstand aber immer starke Einknickung zwischen zwei Wirbelknochen, wodurch Gewebsveränderungen, die ich später genauer erörtern werde, hervorgerufen wurden. Der Grad der so entstandenen, winkeligen Einknickung der Schwanzwirbelknochen vermehrte sich allmählich von Tag zu Tag nach der Operation.

Von der zweiten Woche nach der Operation an bis zum Ende des Experiments behielt die Schwanzwirbelsäule die kyphotische Ver-

[1]) Dieses Archiv. Bd. VI. Heft 4.

krümmung ohne besondere Fixation durch Fäden bei. Vor der Beschreibung meiner histologischen Befunde werde ich das anatomische Verhältnis der Schwanzwirbelsäule des Kaninchens in Kürze geben. Die Schwanzwirbelsäule besteht aus den gegeneinander beweglichen Wirbelknochen. Diese werden allmählich länger und schmäler nach dem Ende des Schwanzes zu und zeigen kleine zylindrische Formen mit Verdickung beider Enden. Das ganze Bild der Schwanzwirbelsäule stellt einen dorsalwärts konkaven Arcus dar. Die Form der Intervertebralscheibe ist oval. Histologisch besteht sie aus Bindegewebe und elastischen Fasern mit zerstreuten Knorpelzellen. Im Zentrum der Intervertebralscheibe findet man einen Chordakern. Diese letzterwähnten vier Elemente geben den gesamten Wirbelknochen genügende Elastizität und Festigkeit. Die Bewegung der Schwanzwirbelsäule ist in ausgedehntem Maße dorsalwärts ausführbar; dagegen ist sie nach der ventralen Seite vollständig gehemmt, weil die mächtig entwickelten Ligamenta dorsalis caudae ziemlich stark gespannt sind.

Die Wachstumsenergie des Gewebes hängt bekanntlich von dem Alter und Ernährungszustand des Versuchstieres ab; außerdem gibt es noch individuelle Verschiedenheiten. Je jünger und kräftiger das Versuchstier ist, desto deutlicher zeigt sich der Neubildungsprozeß des Gewebes. Zu meinem Versuche benutzte ich jüngere Kaninchen von fast gleichem Ernährungszustand. Meine Untersuchungen setzten ein am 54. Tage nach der Operation und dauerten bis zum 153. Tage; die Zahl der Versuchstiere war im ganzen neun; von diesen zeigten fünf nur geringe histologische Veränderung an der verkrümmten Stelle der Schwanzwirbelsäule, daher will ich mich mit der Beschreibung der übrigen vier Präparate begnügen. Es ist anzunehmen, daß die Architekturveränderung des Wirbelknochens und der Wachstumsprozeß des Intervertebralgewebes zum größten Teile von der Größe des Muskels an der gekrümmten Stelle der Wirbelsäule abhängt unter gleichen übrigen Bedingungen; denn je stärker das Raumverhältnis zwischen beiden Wirbeln durch abnorme Verkrümmung verändert ist, desto mehr müssen sich die Wirbelknochen und Intervertebralscheibe den veränderten Bedingungen anpassen. Alle geschnittenen Präparate wurden in Zenkerscher Lösung fixiert. Zur Entkalkung kam Salzsäure-Alkohol-Kochsalzlösung zum Gebrauch. Die Einbettung geschah in Celloidin. Zur Doppelfärbung benutzte ich Hämalaun- und Pikrinsäure-Fuchsinlösung oder Hämatoxylin- und Alaunkarminlösung.

Am 54tägigen Präparate (Fig. I) ist der Schwanz mäßig gekrümmt. Der Längsschnitt an der winkelig gekrümmten Stelle zeigt deutliche Veränderung des Gewebes. Die Intervertebralscheibe (*a*) zwischen zwei Wirbeln verändert sich vollständig hyalinknorpelig mit Ausnahme des minimalen Teils an der konvexen Seite und ist anderthalbmal breiter als die zunächst liegende Zwischenscheibe und etwas nach der konkaven Seite verlängert. Der neugebildete, blau gefärbte hyaline Knorpel ist nicht gleichmäßig breit, sondern erweitert sich von der konvexen nach der konkaven Seite trichterförmig. Der obere, schmale Teil ist schwach bläulich gefärbt und durch rotgefärbte Bindegewebsstränge fächerig geteilt. Dieser geht allmählich ohne deutliche Differenzierung in den unverändert gebliebenen, rot gefärbten Rest der Zwischenscheibe an der konvexen Seite über. Nach der konkaven Seite zu ist der Neubildungsprozeß der Zwischenscheibe bedeutend fortgeschritten. Man sieht im neugebildeten Knorpelgewebe der winkelig gekrümmten Stelle die tief blau gefärbte, homogene Grundsubstanz und die reichlich vermehrten, ziemlich dicht eingelagerten großen Knorpelzellen, deren Protoplasma blau gefärbt ist; die Kerne sind rundlich und tief blau gefärbt und konturieren gegen die Umgebung ziemlich scharf. Das Knorpelgewebe ist hier und da mit geringer Zahl von kleinen Bindegewebszügen oder Gefäßen versehen. Das epiphysäre Knochenstück des zentralwärts liegenden Wirbels (*b*) ist gänzlich geschwunden. Es ist offenbar wegen des von der abnormen Verkrümmung hervorgerufenen Druckes resorbiert worden. Fast der ganze Epiphysenknorpel desselben Wirbels ist verschwunden, aber bei etwas genauerer Untersuchung kann man im Intervertebralknorpel hier und da einige kleine, inselförmig zerstreute Reste des Epiphysenknorpels nachweisen. Im peripherwärts liegenden Wirbel (*c*) ist der Epiphysenknochen (*d*) schmal und klein und ungefähr halb so groß in Länge und Breite wie der zunächstliegende. Infolge des mechanischen Druckes ist er nach der konvexen Seite verschoben. Im Epiphysenknochen ist der Neubildungsprozeß der Knochensubstanz deutlich nachzuweisen, während der Resorptionsvorgang wenig angedeutet ist, da die Ränder der Knochenbalken mit ein- oder mehrschichtigen Reihen von Osteoblasten, aber nur mit einer sehr geringen Zahl von Osteoklasten versehen sind. Der zwischen Epi- und Diaphysenknochen liegende Teil (*e*) des Epiphysenknorpels ist normal entwickelt. Dieser ist unten nach der konkaven Seite zu verlängert (*f*) und rechts mit dem neugebildeten Intervertebralknorpel total verschmolzen. Nun verändern die der

Intervertebralscheibe zunächst liegenden Diaphysenteile der beiden benachbarten Wirbel ihre Gestalt und Architektur nach den veränderten Bedingungen. Die Knochenbalken (*g* und *h*) sind reichlich neugebildet an der konkaven Seite, während man an der konvexen relativ geringe Zahl von Spongiosabälkchen sieht. Was die ausgebildeten Balkensysteme anbetrifft, so verlaufen sie an der konkaven Seite peripherwärts konvergierend. Die so ausgebildeten Balkenzüge sind durch die rechtwinkelig dazwischenstehenden, schwächeren Bälkchen gestützt. Die Ausbildung der Spongiosabälkchen ist besonders am dichtesten an dem unteren Teile der konkaven Seite, wo die Druckwirkung am stärksten einwirkt. Die obenerwähnte Knochenausbildung ist teils von enchondraler, teils von periostaler Natur. An den Rändern der Knochenbalken bemerkt man überall Knochenbilder (Osteoblasten), aber nur eine sehr geringe Zahl von Osteoklasten. Was ist die Folge der Verkrümmung der Wirbelsäule? Die erste Veränderung tritt an der Intervertebralscheibe ein. Der Chordakern verschwindet total und die Zwischenscheibe ist fast ganz hyalin verknorpelt und erreichen ein beträchtliches Wachstum. Die Epiphysenknochen sind wegen der Steigerung des Druckes mit Ausnahme eines kleinen Teils vollständig resorbiert. Die neukonstruierten Knochenbälkchen zeigen die der Stärke des Druckes entsprechende Architekturveränderung.

Am 97tägigen Präparate (Fig. II und III) ist die Schwanzwirbelsäule ziemlich stark gekrümmt. Es gibt zwei verkrümmte Stellen (Fig. II und III) in der ganzen Schwanzwirbelsäule. An der einen Stelle (Fig. II) ist der Chordakern von beiden Seiten zusammengedrückt und länglich oval gestaltet, während der an der andern Stelle (Fig. III) verschwunden und durch fibröses Gewebe ersetzt ist. An jeder der winkeligen Stellen der konkaven Seite bemerkt man eine hyaline Knorpelinsel (Fig. II *a*, III *a*), die allmählich in die Intervertebralscheibe übergeht. Sie ist immer von dem Epiphysenknorpel durch neugebildete Knochenbälkchen (Fig. III *b*) oder fibröses Gewebe (Fig. II *b*) ziemlich scharf abgegrenzt. Aus diesem Befunde geht ohne Zweifel hervor, daß der hyaline Knorpel von dem an der konkaven Seite wegen der Verkleinerung des Intervertebralraumes nach außen herausgepreßten Synchondralgewebe stammt, das hier nicht mehr zusammengedrückt ist. An der konkaven Seite sieht man gut ausgebildete Drucksysteme der Spongiosabälkchen (Fig. II *c*, *d* und III *c*, *d*), während die letzteren an der konvexen Seite außerordentlich gering neugebildet sind.

Am 127tägigen Präparate (Fig. IV) erscheint das ganze Bild etwas anders als die beiden oben beschriebenen. Die ganze Intervertebralscheibe ist nach der konvexen Seite herausgepreßt und total verknorpelt; der Chordakern ist ganz geschwunden. Der Neubildungsprozeß ist im chondroiden Gewebe außerordentlich energisch; es ist fast siebenmal so groß als die benachbarte Intervertebralscheibe und bildet hochgradige Prominenz (*a*) des Knorpelgewebes an der konvexen Seite. In ihm sieht man drei neugebildete Knocheninseln (*b*). An der konkaven Seite dringen die wegen der Hyperbeugung retrahierten Weichteile (*c*) in die Intervertebrallücke hinein und sie sind kegelförmig gestaltet. Die Spitze des Kegels ist nach der konvexen und die Basis nach der konkaven Seite gerichtet. Der epiphysäre Knorpel (*d*) des peripherwärts liegenden Schwanzwirbels (*f*) verliert seine eigne knorpelige Beschaffenheit und verknöchert total. Die Epiphyse (*h*) des zentralwärts liegenden Wirbels (*g*) verändert ihre Form und zeigt sich als ein ungleichschenkliger Triangel, dessen kurzer Schenkel nach der konvexen Seite, dessen langer Schenkel nach der konkaven und dessen Basis gegen die Markhöhle gerichtet ist. Der epiphysäre Knorpel (*i*) ist gut nachzuweisen, aber an zwei Stellen (*e*) ist er durch neugebildete Knochenbälkchen unterbrochen. In der größten der drei neugebildeten Knorpelinseln (*b*), die sich im Intervertebralknorpel findet und an der konvexen Seite liegt, bemerkt man der Profilkontur mehr oder weniger parallel laufende, bogenförmige Knochenbälkchen, die durch schwache, rechtwinkelig auf ihnen stehende Bälkchen verbunden sind; ebenso sieht man an der konvexen Seite der Epi- und Diaphyse des zentralwärts liegenden Wirbels (*g*) außerordentlich schwach gebildete, den statischen Ansprüchen entsprechende Spongiosanetzwerke (*j*). An der konkaven Seite fehlt die Ausbildung des Balkensystems gänzlich. Aus den obenerwähnten Befunden ergibt sich, daß bei diesem Falle der Druck an der konkaven Seite nicht so stark wirkte, um die Balkensysteme des Knochens auszubilden.

Am 153tägigen Präparate (Fig. V) ist die Gewebsveränderung deutlicher als an beiden vorigen. Die Verkrümmung der Schwanzwirbelsäule ist ziemlich hochgradig; der Chordakern ist ganz geschwunden. An der konvexen Seite ist die Intervertebralscheibe etwas schmäler und dichter als die benachbarten. Die epiphysären Knochen (*c*) sind schmal und eng gedrängt. An der konvexen Seite ist einer der beiden Epiphysenknorpel vollständig verknöchert, während der andre knorplig bleibt; man sieht hier relativ dicke und kurze Säulen-

bildung der Knorpelzellen in der hypertrophischen Zone. An der konkaven Seite ist die Intervertebralscheibe dem Druck am stärksten ausgesetzt; hier ist sie hyalin verknorpelt und hat gleichzeitig ein beträchtliches Wachstum erreicht. Die so entstandene Knorpelinsel (*d*) ist fast dreimal so groß als die an der konvexen Seite liegende Zwischenwirbelscheibe. Die Knochenbalken sind an der konvexen Seite schwach ausgebildet, dagegen erreichen sie ein bedeutendes Wachstum an der konkaven Seite, wo der Druck am stärksten einwirkte. Die so ausgebildeten Knochenlamellen verlaufen bogenförmig und konvergieren peripherwärts; zwischen den letzterwähnten findet man auch schwach entwickelte, senkrecht auf ihnen stehende Stützbälkchen.

Nach der Beschreibung der pathologisch-anatomischen Veränderung an den einzelnen Präparaten möchte ich das Resultat meiner Untersuchung und Erörterung zusammenfassen. Was ist die Folge der Biegung der Schwanzwirbelsäule? Zunächst ist die Intervertebralscheibe an der konvexen Seite ausgedehnt; dagegen ist sie an der konkaven Seite retrahiert und gleichzeitig wird sie durch die beiden benachbarten Wirbelkanten zusammengedrückt. Infolgedessen ist das hier liegende Synchondralgewebe hyalin verknorpelt. Diese letzte Veränderung des Intervertebralgewebes findet man auch außerhalb der Wirbelsäule und zwar an einer dem Druck nicht ausgesetzten Stelle (Fig. II *a*). Der Epiphysenknorpel ist an der konvexen Seite bald verkleinert, bald verschwunden, bald verknöchert, während er an der konkaven Seite das Bild der energischen Proliferation der Knorpelzellen zeigt. Die Epiphyse ist immer schmal und klein; manchmal verändert sie ihre eigne Form und gleichzeitig ist sie unregelmäßig gestaltet; in einem Falle meiner Präparate (Fig. I) ist die eine der der Biegungsstelle nahe liegenden Epiphysen der beiden benachbarten Wirbel, die gegeneinander einen scharfen Winkel bilden, ganz geschwunden. Aus den letzterwähnten Tatsachen ergibt sich, daß der auf das Wirbelgelenk wirkende Druck eine Atrophie an der Epiphyse und dem an der konvexen Seite liegenden Epiphysenknorpel hervorgerufen hat und daß später die ebenso gedrückte Intervertebralscheibe und Diaphyse bedeutende Wachstumsenergie entfaltet haben. An der gekrümmten Stelle, besonders an der konkaven Seite, handelt es sich um beträchtliche Neubildung und hyaline Verknorpelung des Intervertebralscheibengewebes und energische Ausbildung der Knochenbälkchen in dem der Zone des Epiphysenknorpels zunächst stehenden Diaphysenteile. So finde ich

besonders deutlich bei den 54- und 153tägigen Präparaten hochgradige Wucherung der Synchondrose und gleichzeitig ausgiebige Neubildung der Knochenarchitektur. Die nächste Frage ist die nach der Architekturtransformation der Balkensysteme des Wirbelknochens. Welches ist die Ursache, die die Strukturveränderung des Knochens beeinflußt hat? Was die durch kyphotische Verkrümmung hervorgerufenen Knochenbälkchen bei meinen Präparaten anbetrifft, so erleiden sie an der konkaven Seite, wo starker Druck einwirkte, bedeutende Knochenausbildung, dagegen erreichen sie an der konvexen Seite, wo Druckentlastung stattfindet, relativ geringe Architekturveränderung. Die auf die konkave Seite von Wirbel zu Wirbel wirkenden Druckkräfte und die Verschiebung der Kontaktfläche der Epiphysenenden beider Wirbelknochen, die durch kyphotische Verkrümmung der Schwanzwirbelsäule hervorgerufen wurden, hatten an der konkaven Seite ausgiebige Verbreiterung der intervertebralen Basalfläche und mächtige Ausbildung der Knochenarchitektur verursacht. Zu der Architekturveränderung der Knochenbälkchen an der kyphotisch gekrümmten Stelle möchte ich noch etwas hinzufügen. In dem der stark gedrückten Biegungsstelle der konkaven Seite zunächst liegenden Diaphysenteile hat einmal die Druckwirkung die Resorption der spongiösen als auch der kompakten Knochensubstanz befördert, nämlich da, wo die letztere infolge einer eingetretenen Krümmung nicht mehr in Anspruch genommen wird. Andrerseits beginnt der Neubildungsprozeß der Knochensubstanz an dem Epiphysenknorpel, der Markhaut und dem Periost der konkaven Seite, nur mit Ausnahme des 127tägigen Präparates, in dem die Knochenbälkchen an der konvexen Seite, da wo der Druck am stärksten gewesen zu sein scheint, gut ausgebildet sind. Die auf die obenerwähnte Weise ausgebildeten Knochenarchitekturen — Druckbälkchen — sind als den statischen Ansprüchen entsprechende Bildungen zu betrachten. An der Diaphyse der konvexen Seite — Zugseite — der gekrümmten Schwanzwirbelsäule wird einerseits die Knochensubstanz, die bei den veränderten Bedingungen wertlos geworden ist, durch Druck der daraufliegenden abnorm stark gespannten Bänder und Weichteile resorbiert, andrerseits sind sie wegen der Entlastung in der den statischen Ansprüchen entsprechenden Weise wieder hergestellt, wenn auch die Veränderung der Knochenarchitektur an der konvexen Seite nicht so energisch ist als an der entgegengesetzten konkaven Seite. Aus diesen letzterwähnten Befunden meiner Präparate geht hervor, daß zunächst Druck und Belastung die Resorption der Knochensubstanz

befördert und dann die den statischen Ansprüchen entsprechenden Architekturumwandlungen der Compacta und Spongiosa hervorgerufen haben und daß Zug und Entlastung anfangs Resorption der Knochensubstanz bewirkt und später in dem Sinne der statischen Ansprüche den Knochenbau verändert haben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

Die Figuren entsprechen sagittalen Durchschnitten durch die stark gekrümmte Stelle des Wirbelgelenks des jüngeren Kaninchens.

Fig. I. 54tägiges Präparat nach Beginn des Versuchs. *a* neugebildeter Knorpel, *b* und *c* Markgewebe, *d* Epiphyse, *e* epiphysärer Knorpel, *f* Wucherung der Knorpelzellen, *g* und *h* neugebildete Knochenbälkchen an der konkaven Seite, *i* und *k* neugebildete Knochenbälkchen an der konvexen Seite, *l* Intervertebralscheibe, *w* Wirbelknochen.

Fig. II. 97tägiges Präparat. *a* neugebildeter Knorpel, *b* fibröses Gewebe, *c* und *d* neugebildete Knochenbälkchen an der konkaven Seite, *e* Epiphysen, *f* Chordakern, *g* Intervertebralscheibe, *h* Epiphysenknorpel, *w* Wirbelknochen.

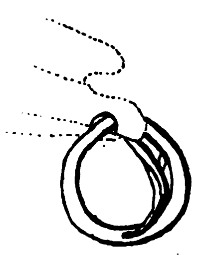
Fig. III. *a* neugebildeter Knorpel, *b* neugebildeter Knochen, *c* und *d* Knochenarchitektur an der konkaven Seite, *e* Knochenarchitektur an der konvexen Seite, *f* Intervertebralscheibe, *g* Epiphysenknorpel, *h* Epiphysen-, *w* Wirbelknochen.

Fig. IV. 127tägiges Präparat. *a* neugebildeter Knorpel, *b* neugebildete Knocheninseln, *c* Weichteile, *d* und *e* verknöcherte Teile der Epiphysenknorpel, *f* und *g* Markgewebe, *h* Markgewebe in der Epiphyse, *i* Epiphysenknorpel, *j* neugebildete Knochenbälkchen, *w* Wirbelknochen.

Fig. V. 153tägiges Präparat. *a* und *b* Markgewebe, *c* Epiphysen, *d* neugebildeter Knorpel, *e* neugebildete Knochenbalken an der konkaven Seite, *f* neugebildete Knochenbalken an der konvexen Seite, *g* Intervertebralscheibe, *w* Wirbelknochen.

e be-
nchen,
e lang
anntlich
len Tiere
ie Schnei-
edessen an
hneidezähne
g bogig aus

ier hier zu be-



von dem eines normalen
ab.

endodermal plate do not also take part in the proliferation may still remain an open question. In any case it is clear that the mesoderm that goes to form the musculature of the limbs is supposed to arise in the embryo from the mesoderm proliferated at or around the region of the blastopore, and not from the ectoderm of the limb itself. It is evident therefore that the mesoderm to produce the muscles of the regenerated limb has a different origin from that which produces the muscles of the limbs of the embryo. It would also appear, according to the usual view, that the muscles arise in the two cases from different germ-layers; but this distinction does not appear to me as important as that of the localization of the material from which the mesoderm arises in the two cases.

In recent years a few other instances have been recorded in which a regenerated structure arises from a different region of the body from that from which it takes origin in the embryonic development. The most interesting case in this connection is that of the fresh water oligochaete worms. It has been shown by several recent writers that the cells that go to form the mesoderm of the new head and tail of these worms come from the ectoderm, and not from the old muscles, or at least not to any extent. Here also we appear to meet with a discrepency between the regenerative and the ontogenetic development, although, as I have pointed out elsewhere [1]), the early origin of the mesoderm in the annelids from the primary mesoblast makes it difficult to determine whether this layer is ecto- or endodermal, or whether, in fact, it does not have an origin that is quite independent of the two »primary germ-layers«. However this may be, the fact that concerns us here is sufficiently evident; namely, that although at the very beginning of the development the parts of the egg that are to give rise to ecto-, meso-, and endodermal structures are separated; yet in regeneration the ectodermal cells give rise to mesodermal structures, and this, too, despite the fact that they have been presumably functional ectodermal cells.

A few other cases in which the germ-layers are interchanged, as it were, are also known. It has been determined in the anemone, *Sagartia*, that the lining of the regenerated oesophagus is endodermal, while it is a characteristic of the entire group of *Scyphozoa* that the lining of the oesophagus is ectodermal. Here again we find one »layer« supplanting the other in the regenerative development, and

---

[1]) »Regeneration.« p. 212.

in this case it is one of the »primary germ-layers« themselves that takes the place of the other.

In the fresh water annelids, again, we find that while the lining of the pharynx of the individual that develops from the egg is ectodermal, it is endodermal in the regenerated head. A similar interchange takes place in the earthworm.

The case that has attracted the most attention in recent years is that of the regeneration of the lens in the salamander. In the embryo the lens develops, as in all other vertebrates, from the ectoderm of the side of the head. In regeneration it develops from the edge of the iris. In this case, it is true, the lens arises from the same »germ-layer« both in the regenerative and in the embryonic development, so that in this respect the result is less striking than in the other cases that I have referred to above, yet this distinction is, I think, of only subordinate value.

It is not my intention to enter here into the more problematical questions that arise in connection with the mode of regeneration of the mesoderm of the leg of the crayfish. Here, as in the other cases, we may easily run afoul of teleological questions. WOLFF, especially, has often referred to these in connection with his experiments on the regeneration of the lens. There is one point of difference between the case of the crayfish and that of the salamander that should not pass unnoticed; namely, that while in the crayfish the uninjured muscles do not proliferate cells to produce the new structure, in the salamander, on the other hand, the uninjured iris does produce the new cells.

Another point of interest is that the cells that produce the muscles of the new leg of the crayfish do not arise from the cut ends of the ectoderm, but appear only after the ectoderm has closed over the wounded surface. It is, therefore, from an intact ectodermal surface that the new cells originate. It may be a point of some significance in this connection, although I do not believe we are yet in a position to guage the real value of the phenomenon, that while the process of closing over the relatively large exposed surface is taking place there is no karyokinetic division of the cells, but as soon as the proliferation, that produces the cells that give rise to the nerve and to the new muscles, begins, active processes of mitotic division can be seen.

The questions concerning the stimulus that causes the ectoderm cells to proliferate inward, and the more profound question as to

the origin of the power to regenerate one set of organs from a region of the body that does not produce cells of this sort during the embryonic development; — these questions we can not, I think, profitably discuss at present.

Summary.

In the regeneration of the leg of the crayfish the new muscles arise from the ectoderm, as shown by Reed; in the embrionic development the muscles are generally supposed to come from the region of the blastopore and are said to be derived from the endoderm. Thus the same structure arises from different germ-layers in the two cases. Analogous results have been obtained by other investigators in other forms. The value of the germ-layer-hypothesis appears to have less significance in the light of these facts, and the need of a different conception to account for the potentialities of the cells of the body becomes evident. The more important problems at present are to discover how certain cells retain in latent form some of the properties possessed at first by the whole egg-cell, and how other cells lose some of the properties, or, what amounts to nearly the same thing, are unable to bring them to development. Equally important is the problem of regulation of the factors that arouse in certain cells a response that is purposeful. We have at present no satisfactory solution for these questions.

Zusammenfassung.

Bei der Regeneration des Krebsbeins entspringen die neuen Muskeln vom Ektoderm, wie Reed zeigte; bei der Embryonalentwicklung nimmt man allgemein an, daß die Muskeln von der Gegend des Blastoporus herkommen und leitet sie vom Entoderm ab. Somit stammt dieselbe Struktur in den beiden Fällen von verschiedenen Keimblättern. Analoge Resultate haben andre Forscher bei andern Arten erhalten. Der Wert der Keimblättertheorie scheint im Lichte dieser Tatsachen zu verlieren und es erscheint eine Neuformulierung derselben, welche den Potenzen der Körperzellen Rechnung trägt, mit Evidenz als notwendig. Das gegenwärtig wichtigste Problem bildet die Ermittlung, wie gewisse Zellen in latenter Form manche Eigentümlichkeiten zurückbehalten, welche zuerst die ganze Eizelle besaß, und wie andre Zellen einige dieser Eigentümlichkeiten verlieren, oder was ziemlich auf dasselbe herauskommt, wie sie unfähig werden, dieselben zur Entwicklung zu bringen. Ebenso wichtig ist die Frage nach der Regulation der Faktoren, welche gewisse Zellen zu einer zweckmäßigen Reaktion anregen. Wir besitzen gegenwärtig keine befriedigende Lösung dieser Fragen.

Ein fingerringförmiger Hasen-Schneidezahn, im Kreise vom linken Zwischenkiefer in den rechten hineingewachsen.

Von

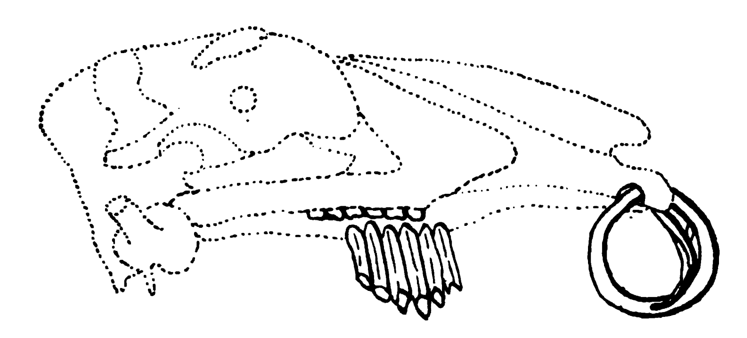
Univ.-Prof. Dr. **H. Landois.**

Mit 1 Figur im Text.

Eingegangen am 13. Februar 1904.

Unser Westfälisches Provinzial-Museum für Naturgeschichte besitzt eine ganze Reihe von Nagetierschädeln (Hasen, Kaninchen, Haus- und Mollmäusen usw.), bei denen die Schneidezähne lang bogig aus dem Maule hervorgewachsen sind, was bekanntlich auf den Umstand zurückzuführen ist, daß bei dem betreffenden Tiere durch Verkürzung oder seitliche Verschiebung der Kiefer die Schneiden der Nagezähne nicht aufeinander paßten und infolgedessen an ihren Enden nicht abgenutzt werden konnten. Da die Schneidezähne nun beständig nachwachsen, müssen sie schließlich lang bogig aus dem Maule hervorstehen.

In diese Gruppe von Mißbildungen gehört auch der hier zu beschreibende Fall.



Dieser Schädel weicht in der Größe von dem eines normalen ausgewachsenen Hasen (11 cm lang) nicht ab.

Der linke Schneidezahn des Zwischenkiefers biegt sich am unteren Ende gleich etwas nach rechts; er ist in einem Kreisbogen aus dem Maule heraus weiter gewachsen; die Spitze ist schließlich in den rechten Zwischenkiefer eingedrungen. Das Loch, worin die Spitze 4 mm tief steckt und das Wurzelende desselben Zahnes berührt, ist glatt umrandet; wie es entstehen, bez. wie die Knochensubstanz durch den Druck dort schwinden konnte, bleibt für mich ein Rätsel. Wollte man diesen Zahn aus dem Schädel herauslösen, so könnte er als ein elfenbeinerner Fingerring getragen werden; er hat einen Durchmesser von 2 cm und einen Umfang von 6,2 cm.

Der rechte Schneidezahn ist nur 7 mm lang und augenscheinlich nach diesem kurzen Austritte aus dem Kiefer abgebrochen.

Die beiden Stiftzähne sind ebenfalls stark bogig verlängert; sie biegen sich beide nach rechts um und schmiegen sich der innern Fläche des Ringzahnes ziemlich dicht an. Der linke ist 13 mm, der rechte 9 mm lang.

Es muß auffallen, daß solche Tiere, obschon sie nicht nagen können, doch fressen und ihre normale Größe erreichen. Wie sie die Nahrung zu sich nehmen, habe ich vor einigen Jahren an einem in unserm Zoologischen Garten gefangen gehaltenen Kaninchen beobachten können. Auch diesem standen die Schneidezähne hauerartig weit aus dem Maule. Es schob nun die Nahrung, vorzugsweise Gekräut, mit den Vorderpfoten seitlich ins Maul und zerkleinerte sie reibend mahlend mit den Kronflächen der Backenzähne.

Bei dem oben beschriebenen Hasenschädel standen aber Ober- und Unterkiefer durch den Schneidezahnring so weit voneinander gesperrt, daß sich die Kauflächen der Backenzähne nicht berühren konnten. In diesem Fall hat sich die Natur dadurch zu helfen gewußt, daß die Backenzähne des linken Oberkiefers sich stark verlängert haben. Der längste steht sogar 11 mm weit aus der Zahnhöhle hervor, und dadurch wurde es ermöglicht, daß wenigstens an der linken Seite des Maules eine Zerkleinerung des Futters stattfinden konnte. —

Leider fehlt an dem Schädel der Unterkiefer. Wir verdanken diesen seltenen Fund Herrn Bernard Drerup, der ihn in Freden a. d. Leine für unser Provinzialmuseum erworben hatte.

Münster i. W.-Tuckesburg, 31. 12. 03.

Zur Regeneration der Leber und Niere.

Von

Prof. Dr. H. Ribbert
in Göttingen.

Mit Tafel XVI.

Eingegangen am 19. März 1904.

Die Lücken, welche durch Fortfall eines Abschnittes des Leber- und Nierengewebes entstanden sind, werden nicht wieder durch neue Drüsensubstanz ausgefüllt. Auch das Bindegewebe, welches vom Rande des Defektes her in ihn hineinwuchert, füllt ihn nur zum kleinsten Teil aus und nimmt noch dazu später durch Schrumpfung an Volumen ab.

Diese ungenügende Regeneration beruht aber nicht etwa auf einer Wucherungsunfähigkeit der Epithelien. Wir wissen vielmehr, daß die Leberzellen sich sehr lebhaft vermehren können und so die kompensatorische Hypertrophie des Organs herbeiführen. Ebenso besitzen die Nierenepithelien die Fähigkeit der Teilung.

Die Erklärung des mangelhaften Wiederersatzes liegt zum Teil darin, daß die Epithelien im Rande des Defektes nicht die Bedingungen finden, unter denen sie allein imstande wären, neues Drüsengewebe zu bilden. Nur wenn sie zu den sprossenden Gefäßen und dem Interstitium in dieselben Beziehungen treten könnten wie in der Norm, würden sie die typische Anordnung und funktionelle Struktur gewinnen. Es müßte sich also der embryonale Entwicklungsvorgang in der Hauptsache wiederholen. Das geschieht aber nicht. Das Epithel hält nicht gleichen Schritt mit den Bindegewebezellen und Gefäßen. Aber auch wenn es der Fall wäre, könnten wir uns kaum denken, daß die Regeneration eine vollständige würde. Denn einmal sind ja die Epithelien andre als sie in

der embryonalen, sich entwickelnden Niere waren. Sie sind inzwischen morphologisch und funktionell differenziert und es ist deshalb fraglich, ob sie die damalige weitgehende Bildungsfähigkeit noch besitzen, ob also z. B. aus den wuchernden Zellen der Tubuli recti auch die Epithelien andrer Harnkanälchenabschnitte hervorgehen können. Setzen wir aber auch das alles voraus und ebenso, daß der notwendige Zusammenhang mit dem Nervensystem zustande käme, so wäre es doch weiterhin immer noch unwahrscheinlich, daß die komplizierte acinöse Struktur der Leber sich ganz wiederherstellen sollte und es wäre gewiß nicht mehr zu erwarten, daß in der Niere sich Glomeruli und in Verbindung mit ihnen gewundene Harnkanälchen nach Art des embryonalen Vorgangs bilden sollten.

Wir können es uns also im ganzen verständlich machen, wenn Defekte der Leber und Niere nicht wieder durch normales Gewebe geschlossen werden.

Aber die Frage der Regeneration interessiert uns nicht nur da, wo ganze Bezirke der beiden Organe in allen ihren Bestandteilen untergehen. Es ist vielmehr auch möglich, daß ausschließlich oder vorwiegend nur die Epithelien und vielleicht auch diese nur in ihren höchst differenzierten Formen absterben, während das Bindegewebegerüst samt den Gefäßen erhalten bleibt oder doch nur weniger leidet. Dann liegen die Verhältnisse für den Wiederersatz einfacher. Es ist kein gemeinsames Wachstum von Interstitium und Epithel notwendig, weil ersteres ja noch teilweise vorhanden ist.

Gelingt es, solche Untergangsprozesse in Leber und Niere in größerer Ausdehnung hervorzurufen, so werden wir erwarten können, über die Art und den Umfang der Regeneration des Epithels Aufschlüsse zu gewinnen.

1. Zur Regeneration der Leber.

Die ausgedehntesten Regenerationsvorgänge der Leber sind bisher bei der akuten gelben Leberatrophie beschrieben worden, bei der umfangreiche Teile des Organs aber so zugrunde gehen, daß die Kapillaren der Acini und das gefäßhaltige Bindegewebe größtenteils erhalten bleiben. Es werden also in der Hauptsache die Leberzellen vernichtet. Der Wiederersatz geschieht durch Neubildung von Leberzellen und von Gallengängen, deren Zellen fähig sein sollen, zu Leberzellen zu werden.

Es schien mir angezeigt, ähnliche Zerstörungsprozesse in der Leber experimentell hervorzurufen und an ihnen in regelmäßigen Zwischenräumen die Regeneration zu untersuchen.

Zu dem Zwecke injicierte ich bei Kaninchen in einen Pfortaderast Substanzen, welche teils durch ausgedehnte Verlegung der Blutgefäße Nekrosen der Leberzellen hervorriefen, teils durch direkte Einwirkung auf das Epithel dessen Vernichtung herbeiführen sollten. Im ersteren Sinne benutzte ich Knochenöl und Agar-Agarlösung, die ich im flüssigen Zustand in die Spritze einsaugte und nach ihrer Abkühlung durch die Kanüle herauspreßte. In beiden Fällen kamen nach Injektion von 1—2 ccm die gewünschten Gefäßverlegungen und im Zusammenhang damit mehr oder weniger ausgedehnte nekrotisierende Vorgänge zustande. Doch war das Agar-Agar nicht immer zuverlässig. War es zu starr, zu sehr abgekühlt, so verstopfte es nur die größten Äste und das hatte keine Folgen für deren Verbreitungsgebiet. Hier trat offenbar ein ausreichender Collateralkreislauf ein. War es zu weich, so ging es durch den Kreislauf überhaupt hindurch oder verlegte nur einzelne kleinere Gefäße. Nur wenn mittelgroße und kleine Äste in größerer Zahl undurchgängig wurden, stellte sich die Nekrose ein (vgl. über die hier in Betracht kommenden Bedingungen die Arbeit von Chiari über die Leberinfarkte, Zeitschr. f. Heilk. XIX).

Als Stoffe, welche die Leberzellen direkt schädigten, wendete ich Alkohol und Äther an. Letzterer eignete sich besonders gut. Er muß aber sehr langsam injiciert werden. Es entstehen dann Nekrosen von wechselnder, meist aber recht beträchtlicher Ausdehnung.

Die Intensität der Leberschädigung ließ sich nicht sicher vorausbestimmen. Auch bei ganz gleicher Anordnung der Experimente waren die veränderten Bezirke bald größer bald kleiner, bald in einzelnen Leberlappen zusammengedrängt und konfluierend, bald mehr in schmäleren Zügen und Flecken verteilt. Unter dem Mikroskop sah man nekrotische Abschnitte, welche mehrere Acini umfaßten, oder in Bändern von unregelmäßiger Breite die bindegewebigen Winkelstellen der Leberläppchen umgaben, oder von hier ausgehend in Zügen zwischen die einzelnen Acini hineinreichten und deren Peripherie einnahmen, oder in sie hineindrangen und bis zur Vena centralis sich fortsetzten oder nur um sie herum das Zentrum eines Läppchens beteiligten oder endlich wieder aus ihnen in andrer Richtung heraustretend mit benachbarten nekrotischen Herden und

Streifen anastomosierten. Das Bild bot also außerordentlich viele Variationen.

Die Nekrose erstreckt sich aber nun in erster Linie auf die Leberzellen. Wo sie in Streifen zwischen und in die Acini vordringt und meist auch da, wo sie nur wenige ganze Acini umfaßt, bleiben die Kapillaren erhalten und der Kreislauf geht in ihnen weiter. Auch das Bindegewebe samt Gallengängen geht in mäßig ausgedehnten Herden nicht zugrunde. Wenn aber die Nekrose sich auf sehr umfangreiche Gebiete erstreckt, sterben deren mittlere Teile in verschiedenem Umfange in allen ihren Bestandteilen ab. Hier kommt dann ein Wiederersatz des Lebergewebes nicht zustande. In jenen ersteren Bezirken aber sind die oben vorausgesetzten Bedingungen für die Regeneration gegeben. Eine vorläufige orientierende Übersicht über die an die Nekrose sich anschließenden Leberveränderungen lehrt folgendes: Die abgestorbenen Teile, d. h. die nekrotischen Leberzellen verschwinden rasch. Sie werden aufgelöst und resorbiert, aber schneller, wenn ihr Umfang geringer ist, langsamer bei größerer Ausdehnung. Im ersteren Falle ist das tote Gewebe hier und da schon nach 3 Tagen verschwunden, im letzteren sieht man Reste von ihm noch nach mehreren Wochen. Schon am zweiten Tage beginnen Regenerationsvorgänge an den Leberzellen. Sie besorgen allein den Ersatz der schmäleren Nekrosen. Ebenso früh beginnt aber auch die Wucherung des Bindegewebes, welche je nach der Größe der Nekrose bald breitere bald schmälere Züge bildet. Letztere reduzieren sich nach und nach wieder und nach 3 Wochen schon kann man kaum noch nachweisen, daß früher das Bindegewebe vermehrt war. Ist aber seine Menge nach umfangreichem Untergang des Lebergewebes beträchtlich, so ist es auch nach vielen Wochen noch in breiten, anastomosierenden Zügen vorhanden, welche noch jene Reste abgestorbener Bezirke einschließen und im übrigen das Organ in ähnlicher Weise zerlegen, wie es das Bindegewebe bei der Lebercirrhose tut.

Die Zunahme der Bindesubstanz geht immer von der Umgebung der großen Gefäße und Gallengänge aus. Von hier aus dringen die Zellen gegen das angrenzende abgestorbene Gewebe vor und setzen sich an dessen Stelle. Soweit das geschieht, ist also von einem Wiederersatz des Lebergewebes keine Rede. In dem Bindegewebe aber geraten frühzeitig die Gallengänge in Wucherung. Schon am Anfang des zweiten Tages findet man in den kleineren, deren Epithelien zugleich an Umfang zunehmen, einzelne Mitosen. Bald senden

sie Sprossen aus, die nun mit den Bindegewebszellen in der Richtung gegen das Lebergewebe sich verlängern. Aber das sind bekannte Dinge, die uns nicht beschäftigen sollen. Uns interessieren an dem Prozeß der Gallengangneubildung vor allem zwei Dinge, einmal nämlich die Ausdehnung des Vorganges und zweitens seine Beziehung zur Regeneration des Lebergewebes.

Was den ersten Punkt angeht, so gestaltet sich die Wucherung der Gallengänge in den einzelnen Fällen und an den einzelnen Stellen des Lebergewebes außerordentlich verschieden. Sie ist insofern abhängig von dem Umfange der Nekrose, als sie selbstverständlich nur bei großen Defekten eine beträchtliche Ausdehnung gewinnen kann. Sie geht ferner der Proliferation des Bindegewebes einigermaßen parallel, doch kann sie auch bei erheblicher Zunahme desselben relativ geringfügig bleiben. Sie geht aber im allgemeinen nur innerhalb der neu sich bildenden Bindesubstanz vor sich, also über deren Grenzen nur selten und nur in geringem Umfange hinaus, dringt kaum in das eigentliche Lebergewebe vor. Daher vermissen wir die Gallengänge dort, wo die Nekrosen nicht durch Bindegewebe, sondern durch regenerierende Leberzellen ersetzt werden. Das ist aber überall dort der Fall, wo nur schmale abgestorbene Züge zwischen und in die Acini hineingehen.

In der Leber eines 4 Tage nach der portalen Ätherinjektion getöteten Tieres fand ich schon breite, sich weithin erstreckende Züge zellreichen jungen Bindegewebes, welches an Stelle der nekrotischen Teile getreten war. In ihm hatte eine lebhafte Neubildung von Gallengängen stattgefunden. Zahlreiche mit großen Epithelien versehene verzweigte Kanäle lagen im Längs- und Querschnitt dicht zusammen, nur durch schmale Septa von Bindegewebe getrennt. Sehr viele Gallengänge waren ferner auch in einem auf anderm Wege gewonnenen Präparate vorhanden, welches ich zum Vergleich hier anführe. Ich hatte, ähnlich wie es HOCHHAUS[1]) tat, den scharfen Rand eines Leberlappens durch Ätherspray zum Gefrieren gebracht. Das davon getroffene Lebergewebe ging nekrotisch zugrunde. Am vierten Tage aber war es bereits bis auf Spuren resorbiert und durch zellreiches, aber schon mit vielen langen Fibrillen versehenes Bindegewebe ersetzt. Ein etwa $^3/_4$ bis 1 cm breiter Randsaum des Leberlappens war in dieser Weise umgewandelt. In dem Bindegewebe aber lagen weitere und engere Gallengänge und zwar

[1]) VIRCHOWS Archiv. 154.

gruppenweise derart angeordnet, daß jedesmal median die größeren Kanäle und um sie die kleineren, manchmal deutlich radiär angeordneten sich befanden. Die Schnelligkeit dieses gesamten Vorganges, die Resorption der nekrotischen Teile, die Neubildung zahlreicher verzweigter Gallengänge, die Wucherung einer bereits bis zur ausgesprochenen Fibrillenbildung fortgeschrittenen Bindesubstanz ist sehr bemerkenswert und für die weiteren Objekte von Bedeutung. Auch Hochhaus hat sie beobachtet, sie begann in seinen Objekten schon am zweiten Tage sehr lebhaft. Er sagt aber nichts von Gallengangwucherung. Das beziehe ich auf die bei ihm durch Kohlensäure hervorgerufene intensivere Kältewirkung, die auch die Gallengänge tötet (siehe die unten folgenden Nierenversuche).

Überraschend hochgradig war die Gallengangwucherung in einem Falle, in welchem ich durch Injektion mehrerer Kubikzentimeter von Agar-Agar Verstopfung zahlreicher Gefäße und entsprechenden Untergang des Lebergewebes erzielte. Hier bestanden nach 7 Tagen große, breite Züge und Felder aus einem zellreichen Bindegewebe, in welchem zahllose vielgestaltige Gallengänge eingelagert waren. Diese besaßen nicht die Regelmäßigkeit der normalen Kanäle. Sie waren bei durchschnittlich größerem Umfange in ihrem Verlaufe ungleichmäßig dick, bald dünner, bald breiter. Sie verzweigten sich und hingen netzförmig zusammen. Da sie vielfach gewunden waren, traf man sie weniger im Längs- als im Querschnitt. Das Lumen war teils weit, manchmal leicht cystisch und mit homogenen oder konzentrischen Gerinnungsmassen (Sekretionsprodukten?) versehen, teils enger oder durch dichte Aneinanderlagerung der Zellen aufgehoben. Diese waren bald lang ausgezogen platt, bald kubisch, vorwiegend aber mehr oder weniger zylindrisch. Im ganzen hatte der Bau dieser neugebildeten Bezirke Ähnlichkeit mit einem Adenom. Lebergewebe und gallenganghaltiges Bindegewebe waren gut gegeneinander begrenzt. Nur hier und da ging ein einzelner Kanal bis an die Leberzellen heran.

Derartige neugebildete Abschnitte waren hier und da so groß, daß sie sich bei schwacher Vergrößerung durch mehrere Gesichtsfelder erstreckten. Besonders ausgedehnt waren sie an einem scharfen Rande der Leber. Hier fanden sich, wie Fig. 1 zeigt, nur noch schmale Streifen von Leberzellen.

Auffallend ist auch in diesem Objekt der schnelle Ersatz des abgestorbenen Gewebes durch die neue gallenganghaltige Bindesubstanz. Letztere ist noch reich an spindeligen und sternförmigen

Zellen, deren Protoplasma aber doch schon etwas spärlicher ist, als in dem eben beschriebenen durch Gefrieren gewonnenen Präparate. Zwischen ihnen befinden sich bereits viele Fibrillen.

Weitere Entwicklungsstadien solcher gallengangreicher, neugebildeter Abschnitte traf ich in der Leber eines Tieres, dem ich 1 ccm Agar-Agar injicierte, bei dem ich 8 Tage später die Injektion wiederholte und das ich wieder 8 Tage später tötete. Hier fanden sich umfangreiche, zu verstopften Gefäßen gehörende bindegewebige Felder, in denen außerordentlich zahlreiche Gallengänge lagen. Von dem vorigen Präparate unterschied das jetzige sich durch die faserreichere, mit kleineren Zellen versehene Beschaffenheit des Bindegewebes und durch das Verhalten der Gallengänge: Nur etwa die Hälfte von ihnen war noch mit weitem, teilweise sogar deutlich erweitertem Lumen versehen, die andre Hälfte bestand aus schmalen, meist kein Lumen mehr aufweisenden Zellzügen, die den Eindruck machten, als wären sie durch das reichliche Bindegewebe komprimiert und teilweise zur Atrophie gebracht.

Wir betrachten nun die Regeneration des eigentlichen Lebergewebes und die Beziehung, welche die Gallengangwucherung dazu einnimmt. Durch Marchand [1]) ist nach Beobachtungen bei der akuten gelben Atrophie die Vorstellung verteidigt worden, daß die Wiederherstellung teils durch Vermehrung der Leberzellen, teils dadurch erfolge, daß die wuchernden Gallengangepithelien sich in Leberzellen umwandelten. Diese letztere Möglichkeit würde auch für unsre Versuche besonderes Interesse haben. Aber meine Experimente zeigten nichts von einer solchen Beteiligung der Gallengänge.

Zunächst fasse ich die Leberzellenvermehrung ins Auge. Ich konnte sie am besten dort studieren, wo die Nekrose sich zugweise zwischen den bindegewebefreien Peripherien der Acini oder in diese hinein und durch sie hindurch fortsetzte, an Stellen also, wo in der Norm keine Gallengänge verlaufen und wohin sie auch unter den Bedingungen meiner Versuche bei ihrer Wucherung überhaupt nicht oder doch nur ausnahmsweise und nicht so frühzeitig kamen, daß sie das Bild der Regeneration der Leberzellen kompliziert hätten.

In solchen Abschnitten sieht man in den ersten beiden Tagen die nekrotischen und die normalen Bezirke in deutlicher Grenze gegeneinander abgesetzt. Am besten tritt das hervor, wenn die Schnitte mit Hämalaun gefärbt, mit van Gieson und dann mit

1) Zieglers Beiträge. 17.



Orange überfärbt wurden. Die nekrotischen Teile treten dann besonders intensiv gelb hervor, während die normalen durch die Kernfärbung neben der schwächer gelben Farbe des Protoplasmas einen blauen Ton bekommen. Verfolgt man die Leberzellenreihen aus dem unveränderten Bezirk in den abgestorbenen, so endet die normale Färbung plötzlich mit einer Leberzelle, an die sich die nächste nekrotische kontinuierlich anschließt.

Am zweiten Tage kann man nun in den erhaltenen Zellen schon einige zerstreute Mitosen nachweisen, aber noch keine unzweifelhafte Zellneubildung. Diese beginnt indessen von da an mit großer Lebhaftigkeit. Am dritten Tage (Fig. 2) schließen sich an die normalen Teile nicht mehr ohne weiteres die nekrotischen an, sondern Leberzellen, die sich durch einen auch das Protoplasma beteiligenden blauen Farbenton auszeichnen und unzweifelhaft als neugebildete anzusehen sind, wie aus der Gegenwart zahlreicher Mitosen hervorgeht. Sie sind in Reihen gestellt, die in der alten Richtung verlaufen, liegen aber noch nicht immer dicht aneinander oder sogar scheinbar isoliert. Zwischen ihnen verlaufen die nicht untergegangenen Kapillaren, die aber meist ungewöhnlich weit sind. Die neuen Leberzellenreihen liegen also weiter auseinander als sonst und bleiben so in manchen Fällen auch noch in den späteren Stadien angeordnet. Davon wird noch mehr die Rede sein.

Da nun die Bildung neuer Leberzellen überall an der Grenze von normalem und nekrotischem Gewebe vor sich geht, so schiebt sich hier eine allmählich an Breite zunehmende Zone ein, die bei schwacher Vergrößerung durch ihren blauen Farbenton auffällt (Fig. 3).

Dieser Vorgang nimmt in den nächsten Tagen noch zu, aber doch durchschnittlich nicht sehr beträchtlich. Mehr als 8—10 hintereinander liegende Epithelien werden an den meisten Stellen nicht gebildet. Hier und da aber geht die Regeneration über dieses Maß hinaus, es entstehen längere Reihen junger Zellen zwischen den weiten Kapillaren (Fig. 3).

Mittlerweile ist aber das nekrotische Zellmaterial, wo es in schmäleren Streifen die Acini umgrenzte oder durchsetzte, ganz oder nahezu resorbiert, aber nur in dem eben angegebenen Umfange durch neue Leberzellen ersetzt worden. Schmälere nekrotische Züge werden aber durch diesen Vorgang wieder völlig von Leberzellen durchwachsen. Wo das nicht der Fall ist, bleibt zunächst ein nur aus Kapillaren bestehender, daher im Schnitt hell erscheinender Abschnitt übrig, der erst später ausgefüllt wird. Oder aber es tritt Binde-

gewebe an die Stelle der Nekrose. Das geschieht besonders in der Umgebung der normalen bindegewebigen Winkelstellen der Acini, von denen aus die Fibroblasten nach allen Seiten vordringen und bei umfangreichen Nekrosen große Bindegewebszüge herstellen. Sie gelangen durch die zur Resorption kommenden Abschnitte hindurch früher oder später bis an die neugebildeten Leberzellen und zum Teil auch etwas zwischen sie. Da ferner auch die Gallengänge bis hierher wuchern können, so müssen sich die verschiedenen Zellarten untereinander mischen und so die Untersuchung erschweren. Das dauert aber meist nicht lange. Von einem Tag zum andern sondern sich die Zellen vor allem dadurch voneinander, daß die Fibroblasten kleiner werden und Fasern bilden, so daß sich die Gallengänge einerseits und die Leberzellen andrerseits von dem so entstehenden Bindegewebe gut abheben. Zwischen diesen beiden letzteren Bestandteilen bildet sich eine der Norm analoge und nur dadurch vielfach abweichende Grenze, daß einzelne Leberzellenreihen in die Bindesubstanz hineinragen. Die Gallengänge treten an die Leberzellen heran, zeigen aber niemals Andeutungen einer Umwandlung ihrer Epithelien in Leberzellen.

Die dem Bindegewebe entlang angeordneten neugebildeten Leberzellenreihen kann man an ihrer vorhin beschriebenen Farbe noch lange erkennen (Fig. 3). Auch sind sie manchmal breiter und unvollkommen zweireihig angeordnet.

Nach Ablauf aller bisher beschriebenen Prozesse ist die Regeneration überall da erschöpft, wo die Nekrose nicht zu umfangreich war. Wo große völlig abgestorbene Massen vorhanden sind, werden sie allseitig in Bindegewebe eingeschlossen und erst allmählich eingeschmolzen. Diese Vorgänge interessieren uns hier nicht.

Komplizierter gestalten sich die Verhältnisse, *wenn die Injektionen in die Pfortader mehrere Male wiederholt wurden*, so daß immer neue Nekrosen entstanden und zwar oft, ehe die neuen Prozesse abgelaufen waren.

Dann kombinieren sich die verschiedenen Stadien miteinander, die folgende Injektion verstärkt die Wirkung der vorhergehenden. Im ganzen geht mehr Lebergewebe zugrunde als nach einmaligem Eingriff. Das hat dann zur Folge, daß Neubildungsprozesse auch in dem nicht direkt an die Nekrosen angrenzenden Lebergewebe eintreten und daß sich hier die Erscheinungen geltend machen, die wir in den bekannten Versuchen (von Ponfick, Meister u. a.) mit Exstirpation großer Leberabschnitte beobachten und als kompensa-

torische Hypertrophie bezeichnen. Darauf gehen wir aber nicht ein, wir besprechen nur die Regeneration.

Diese ist nach den mehrmaligen Injektionen ausgedehnter. Die Züge, in denen die Vermehrung der Leberzellen vor sich geht und die sich durch blauen Farbenton abheben, sind breiter, die Zellreihen länger (Fig. 3). Besonders auffallend ist die in diesen Partien hervortretende Erweiterung der Kapillaren, die fast an ein Angiom erinnert. Sie zeigt, daß die Wucherung der Leberzellen nicht von vornherein so vollständig ist, daß die Räume der resorbierten Zellen wieder ganz ausgefüllt werden. Das liegt aber nicht so sehr an der geringeren Zahl der neuen Elemente, als vielmehr vor allem und vielleicht allein daran, daß die jungen Leberzellen durchschnittlich ein erheblich geringeres Volumen haben als die normalen. Sie sind auch von andrer Form, unregelmäßig gestaltet, bald mehr polygonal, bald kubisch, bald langgestreckt und schmal. Wo letzteres der Fall ist, macht es den Eindruck, als hätten sich die Zellen dem engen Raum zwischen den weiten Gefäßen angepaßt. Bei den kubischen und polygonalen Zellen tritt das weniger hervor. Bei ihnen könnte nur die geringe Größe so gedeutet werden. Aber es ist fraglich, ob überhaupt die mechanischen Bedingungen so maßgebend sind und ob nicht die Zellen nur deshalb gestreckt und klein sind, weil sie noch jugendlichen Charakter haben und noch nicht zu normalen Leberzellen herangewachsen sind.

Die Zellstränge ragen manchmal in das etwa angrenzende Bindegewebe hinein. Aber am meisten fällt auf, daß sie an vielen Stellen nicht mehr einreihig, sondern mehr oder weniger regelmäßig in zwei Reihen angeordnet sind. Dazu kommt aber, daß sich zwischen ihnen vielfach ein Lumen bildet. Haben sie dann eine kubische Form, so stehen sie im Querschnitt oft regelmäßig um eine runde oder ovale Öffnung, im Längsschnitt um einen Kanal herum (Fig. 4), sind sie langgestreckt, so begrenzen sie allseitig (Fig. 5) einen unregelmäßigen Spalt oder einen gleichmäßig engen Kanal. Sie gewinnen also eine gallengangähnliche Anordnung. Es entstehen Figuren, die sich in allen wesentlichen Punkten mit den Bildungen decken, die Marchand bei der akuten gelben Atrophie sah und als Gallengänge ansprach, deren Epithel in einer Umwandlung zu Leberzellen begriffen war. Ich teile diese Auffassung für meine Präparate nicht und befinde mich für ihre Beurteilung in einer glücklicheren Lage, weil ich die Neubildungsprozesse in regelmäßigen Intervallen verfolgen konnte, was bei der akuten Atrophie nicht möglich ist.

Man darf aber nicht etwa einwenden, daß vielleicht auch in meinen Versuchen die fraglichen Gebilde modifizierte Gallengänge sein könnten. Das wird durch ihre Entwicklung, besonders aber auch noch dadurch widerlegt, daß sie sich auch da finden, wo von Anfang an keine Gallengänge waren und wo sich auch keine gebildet hatten.

Die regenerierenden Leberzellen können also auch gallengangähnliche Produkte liefern und damit sind diese einfacher erklärt, als wenn wir eine Umwandlung von Gallengängen annehmen müßten.

Nun lassen sich vielleicht die Ergebnisse der Experimente nicht ohne weiteres auf menschliche pathologische Prozesse übertragen, aber die Frage ist doch berechtigt, ob es sich bei den fraglichen Bildungen der *akuten Atrophie* nicht auch um gewucherte Leberzellen gehandelt hat. Ich neige zu dieser Auffassung, denn wenn einmal festgestellt ist, daß die neuen Leberzellen kleiner und unregelmäßiger als sonst sein und sich zweireihig zusammenlagern können, dann sehe ich kein Hindernis, auch die Befunde bei der Atrophie in meinem Sinne zu deuten. Denn die Übergänge von den Gallengängen zu den Zellsträngen beweisen nicht, daß diese aus jenen hervorgegangen sind. Der Zusammenhang zwischen ihnen ist ein sekundärer und durch die beiderseitigen Wachstumsprozesse bedingt. Er kommt auf die gleiche Weise zustande, wie er zwischen den Leberzellen und den gallengangähnlichen Gebilden entstanden gedacht werden müßte, falls diese wirklich als modifizierte Gallengänge anzusehen wären. Der allmähliche Übergang aber findet seine Erklärung darin, daß die jungen Leberzellen den Epithelien der Gallengänge ähnlich sind und das um so mehr, je mehr sie noch an der dem Bindegewebe zugewandten Seite der Zellstränge in Bildung begriffen sind, dort also, wo sie sich manchmal mit Gallengängen vereinigen.

Ich meine also, daß sich die von MEDER[1]) und MARCHAND gegebenen Bilder besser und einfacher als aus einer als möglich vorausgesetzten, aber nicht direkt bewiesenen Umwandlung von Gallengängen aus einer Wucherung von Leberzellen ableiten lassen. Auch die Figuren von STRÖBE[2]) passen dazu. Man sieht in ihnen nur ein Aneinanderstoßen einerseits von deutlichen Gallengängen, andrerseits von ebenso typischen Leberzellen. Erstere sind an die Stelle der

---

1) ZIEGLERS Beiträge. 17.
2) Ib. 21.

untergegangenen Leberzellen gewachsen und haben sich dann, wie man es in gleicher Weise bei der Cirrhose sehen kann, mit den übriggebliebenen oder auch neugebildeten Zellreihen vereinigt. Einzelne erhaltene Leberzellen finden sich auch im Verlauf der neugebildeten Gallengänge, ihnen angelagert oder von ihnen teilweise umwachsen.

Bei den von mir untersuchten gelben Atrophien bin ich niemals über die Grenze von Gallengängen und Leberzellen im Zweifel gewesen. Ich hatte keine Veranlassung, an eine Umwandlung der ersteren zu denken. Andre Beobachter berichten über ähnliche Befunde wie MARCHAND, wieder andre lehnen die Beteiligung der Gallengänge ab, so ADLER[1]), der sie massenhaft neugebildet antraf, und J. STEINHAUS[2]), der ihre Wucherung völlig vermißte.

Ich bin aber auch aus theoretischen Gründen der Meinung, daß die Gallengangepithelien nicht zu Leberzellen werden. Früher war ich allerdings andrer Ansicht, weil mir die Auffassung zusagend schien, derzufolge die Regeneration der Leberzellen aus Gallengängen eine Wiederholung der fötalen Entwicklung darstelle. Aber das trifft ja in Wirklichkeit nicht zu. Die Leberzellen gehen im Embryo nicht aus Gallengängen hervor. Denn die Epithelien, welche die Leberanlage bilden, differenzieren sich einerseits in die Leberzellen, andrerseits in die Gallengänge. Handelt es sich also auch ursprünglich nur um eine Zellart, so trennt sie sich später doch in zwei Species, die dauernd getrennt bleiben. Es ist unwahrscheinlich, daß aus den so entstandenen Gallengangepithelien die höher differenzierten Leberzellen sollten werden können.

Soweit also eine Neubildung von Lebergewebe notwendig wird, erfolgt sie einerseits durch Aussprossen der alten Leberzellen in die Lücken, welche durch Ausfall von Lebersubstanz entstanden sind, andrerseits durch kompensatorische Hypertrophie.

Die gewonnenen Resultate bieten aber noch Gelegenheit zur Verwertung nach zwei Richtungen.

Die Leberzellenregeneration ist von Interesse für das maligne Adenom. Bei ihm haben wir oft gallengangähnliche Wucherungen vor uns, die man deshalb aus einer Proliferation von Gallengängen abzuleiten pflegt. Aber meine Versuche zeigen, daß solche Bildungen auch aus sich vermehrenden Leberzellen entstehen können, daß also

[1]) Z. f. Heilk. 24.
[2]) Prag. med. Woch. 1903.

der Bau des Tumors sich nicht für seine Herkunft von Gallengängen verwerten läßt. In meiner Geschwulstlehre bin ich für die Herleitung des Adenoms von wuchernden Leberzellen eingetreten.

Zweitens haben meine Experimente Beziehungen zur Genese der Cirrhose. Die Bilder, die in den Fällen lebhafter Bindegewebsneubildung auftraten, stimmen so sehr mit denen der Cirrhose überein, daß ohne Kenntnis der Herkunft der Präparate eine Verwechslung ohne weiteres möglich wäre. Auch makroskopisch war Ähnlichkeit vorhanden. Die Organe waren nach wiederholter Injektion höckrig, uneben, mit Furchen versehen, wenn auch nicht so regelmäßig granulär wie bei der menschlichen Cirrhose. Aber das ist bei der Versuchsanordnung, bei der die Substanzen das Organ nicht gleichmäßig durchsetzen, nicht anders zu erwarten. Jedenfalls liefern die Befunde völlig ausreichende Grundlagen für die Vorstellung, welche auch bei der Cirrhose giftige Stoffe annimmt, die meist zwar nicht ausgedehnte Nekrose bedingen, aber immer wieder einzelne Leberzellen zugrunde richten und Bindegewebe an deren Stelle entstehen lassen. Eine Regeneration der Leberzellen tritt dabei nicht ein, weil die dauernd vorhandenen Gifte das Parenchym immer wieder schädigen.

2. Zur Regeneration der Niere.

Schluss, v. p. 285

Auch in der Niere war mein Bestreben darauf gerichtet, nur die Epithelien zugrunde zu richten, das Gerüst aber, das Bindegewebe, Gefäßsystem und womöglich auch die Membranae propriae zu erhalten. Ich erwartete, daß dann die Epithelien der nicht geschädigten Harnkanälchenabschnitte die ausgefallenen Zellen ersetzen würden. Ihre Teilungsfähigkeit ist ja durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen und durch histologische Beobachtungen an menschlichen Nieren bei Infarktbildung und Entzündung außer Frage.

Wenn einzelne Zellen im Verlaufe der Harnkanälchen zugrunde gehen, so werden sie rasch durch Teilung der benachbarten ersetzt. Das kann, wie THOREL[1]) zeigte, manchmal in großer Ausdehnung geschehen. In Nieren mit Chromsäure vergifteter Tiere sah er viele Mitosen. Die sich vermehrenden Zellen ersetzten die untergegangenen und traten dabei so reichlich auf, daß sie in viel größerer Zahl als in der Norm, aber entsprechend kleiner und dichter gedrängt, die

---

[1]) D. A. f. klin. Med. 1903.

Lumina auskleideten. Die so entstandenen zellreichen Harnkanälchen verschwanden dann sehr schnell wieder. Offenbar wandelten sie sich rasch wieder in normal aussehende um.

Methode

Mein Verfahren war ein andres. Ich brachte durch Ätherspray die auf den Rücken des Kaninchens herausgepreßte Niere an einem Teil ihrer Oberfläche zum Gefrieren. Das gelang am besten, wenn ich die Nierenarterie vorher abgeklemmt hatte. War dann der Bezirk in wechselnder Größe deutlich gefroren, so brachte ich das Organ nach Abnahme der Klemme in die Bauchhöhle zurück. Weniger intensiv wirksam war das Vorgehen, wenn ich ohne Verlegung der Arterie das Gefrieren durch die Fettkapsel hindurch vornahm. In keinem Falle ging die Wirkung der Kälte durch die ganze Rinde, meist beteiligte sie nur die äußeren Abschnitte von einem Viertel bis zu der Hälfte ihrer Dicke. Sie reichte am tiefsten in den mittleren Teilen des gefrorenen Bezirks und verlor sich von da nach allen Seiten allmählich, so daß an der Grenze gegen die nicht gefrorenen Teile nur noch die äußersten Harnkanälchen getroffen waren.

Das Gefrieren hatte ein Absterben fast aller Harnkanälchenepithelien zur Folge. Nur einzelne gerade Kanälchen widerstanden etwas besser als die gewundenen. So konnte man nach einem Tage, als die Regeneration noch nicht begonnen hatte, hier und da einen Tubulus rectus noch mit vollständiger Kernfärbung in die Rindenteile hineinragen sehen, deren übrige Epithelien sämtlich nekrotisch waren. Auch hier zeigt sich also die Regel, daß die weniger differenzierten Zellen gegen äußere Schädlichkeiten widerstandsfähiger sind, als die funktionell höher stehenden.

Die Glomeruli gingen dort, wo die Kälte am intensivsten wirkte, ebenfalls zugrunde, hielten sich aber im ganzen zunächst besser als die Harnkanälchen. Man fand an ihnen auch dort noch gut färbbare Kerne, wo die umgebenden Kanäle völlig abgestorben waren. Das wird ebenfalls zum Teil seine Erklärung darin finden, daß die Zellen geringer differenziert sind als die der Harnkanälchen.

Die Membrana propria stirbt in den stärker getroffenen Teilen ab. Die Bindegewebszellen und Kapillaren gehen dort ebenfalls größtenteils unter. In den tieferen und seitlichen Abschnitten der gefrorenen Bezirke kann man aber die Kerne noch färben. Hier stellt sich auch die Zirkulation nach Aufhören der Kältewirkung wieder her, wenn auch gewiß weniger vollkommen als in der Norm.

Die Ausdehnung, in der die einzelnen Harnkanälchen vom Glomerulus an gerechnet absterben, ist natürlich von der Tiefe des

Bezirks abhängig. In den obersten Rindenlagen gehen die höchst gelegenen Systeme der Tubuli contorti ganz unter bis an die HENLEschen Schleifen, die aber innerhalb der tiefer gelegenen Rindenschichten und im Mark erhalten bleiben. Dann stirbt wiederum das an den aufsteigenden Schenkel sich anschließende Schaltstück und ein Teil der geraden Kanälchen ab. In den tieferen Abschnitten des gefrorenen Rindenbezirks werden die einzelnen Tubuli contorti vielfach nur partiell vernichtet, ebenso auch die Schaltstücke.

Die Regeneration der abgestorbenen Teile muß von den erhaltenen Strecken der Harnkanäle ausgehen. Fehlt also ein gewundener Abschnitt ganz, so kann nur die HENLEsche Schleife, vielleicht auch hier und da das Glomerulusepithel den Wiederersatz leisten. Das Schaltstück kann im gleichen Falle von dem aufsteigenden Schenkel oder dem Tubulus rectus aus regeneriert werden. Bei streckenweisem Untergang der gewundenen Kanäle würde der Wiederersatz von seiten der erhaltenen Epithelien dieser Abschnitte zu erwarten sein.

Überblicken wir nun den Verlauf der an das Gefrieren sich anschließenden Prozesse, so entspricht er im ganzen diesen Voraussetzungen. In der Tat wachsen die Epithelien von den nicht geschädigten Kanälen aus in die nekrotischen hinein und zwar auf der Innenseite der Membranae propriae, zwischen ihr und dem abgestorbenen Epithel. Letzteres wird währenddem und nachher aufgelöst und beseitigt. So bilden sich in dem gefrorenen Bezirk in großer Ausdehnung neue Harnkanälchen oder, genauer gesagt, neue Epithelauskleidungen. Aber ganz entspricht der Vorgang doch nicht meinen Absichten. Denn es sind ja nicht ausschließlich die Epithelien geschädigt, sondern auch das bindegewebige Gerüst, Gefäßsystem und die Membranae propriae bleiben nicht normal und verfallen sogar auch teilweise dem Untergang. So wachsen die Epithelien doch nicht in ein unverändertes Interstitium hinein. Aber es zeigt ihnen immerhin den Weg, auf dem sie vordringen können und in den Röhren der erhaltenen oder nekrotischen Membranae propriae finden sie, da ja das abgestorbene Material mehr und mehr resorbiert wird, kein nennenswertes Hindernis für ihre Ausbreitung. Freilich stellen sich normale Verhältnisse nicht wieder her. Manche Glomeruli fallen völlig aus, die Harnkanälchen werden ebenfalls nicht alle regeneriert und die neugebildeten sind funktionell unbrauchbar.

Gehen wir nun die Vorgänge im einzelnen durch, so beginnen wir mit dem Ende des ersten Tages. Die Epithelien sind (Fig. 8 A) in dem angegebenen Umfange nekrotisch, kernlos. Das Lumen dieser

Regeneration

1er Tag

Kanäle ist durch feinkörniges Gerinnsel ausgefüllt, welches sich von dem trüben, abgestorbenen Epithel nicht überall deutlich abhebt. In vielen Lumina findet sich daneben oder allein für sich auch Blut, welches aus den zumal in den obersten Lagen geschädigten Gefäßen ausgetreten ist. Die Harnkanälchen stoßen entweder dicht aneinander oder zwischen ihnen verlaufen blutgefüllte Kapillaren, die zugleich einzelne oder viele mehrkernige Leukocyten enthalten. Solche Zellen finden sich hier und da auch im Lumen der Harnkanälchen. Die Kerne der Kapillaren und des Bindegewebes sind zum Teil noch gut färbbar, die Glomeruli meist bluthaltig. Soweit diese in den tieferen Teilen des gefrorenen Bezirks liegen, besitzen sie noch ziemlich reichliche epitheliale Kerne, in den obersten Abschnitten aber sind sie kernlos. In der unten angrenzenden normalen Rinde enthalten die Harnkanälchen, zumal die geraden, in direkter Fortsetzung von oben her, in ihrem Lumen teils feinkörnige Gerinnsel, teils hyalin aussehende Massen, teils Blut und daneben zugleich auch einige Leukocyten.

Die gefrorene und die unveränderte Rinde setzen sich in ziemlich scharfer Grenze gegeneinander ab.

2–3 Tag

2 bis 3 Tage nach dem Eingriff hat sich das Bild sehr wesentlich geändert. Man sieht zwischen den erhaltenen tieferen Rindenabschnitt und die nekrotische Lage eine Zone eingeschoben, die sich nach Färbung mit Hämalaun und Überfärbung mit VAN GIESON und Orange durch einen vorwiegend blauen Farbenton gut abhebt einerseits von dem gelben abgestorbenen Gewebe und andrerseits den normalen Rindenteilen, in denen das Protoplasma besonders der gewundenen Kanäle ebenfalls gelb hervortritt. Diese Zone enthält in Regeneration begriffene Harnkanälchen, also solche, in die neugebildetes Epithel bereits eine Strecke weit hineingewachsen ist. Demgemäß sieht man zwischen der Membrana propria und dem abgehobenen nekrotischen Epithel in derselben Weise, wie es Fig. 6 für ein späteres Stadium zeigt, ein meist plattes Epithel eingeschoben, dessen einzelne Zellen im Schnitt langgestreckt, aber dünn aussehen und einen ebenfalls lang ausgezogenen ovalen Kern enthalten. Zuweilen sieht man solche Epithelien im Querschnitt eines Kanälchens nur an der einen Seite oder jedenfalls noch nicht zum Ringe geschlossen. In andern Tubuli ist das Epithel mehr der kubischen Form angenähert und in einzelnen so hoch, daß nur ein enges Lumen übrig bleibt. In allen Formen finden sich hier und da Mitosen. Die mit ihnen versehenen Zellen sind umfangreicher als die andern. Das



Protoplasma ist stets hell, kaum gefärbt. Daher treten nur die Kerne deutlich hervor und bedingen jenen blauen Farbenton.

Über die Art und Weise wie das Epithel allmählich in die nekrotischen Harnkanälchen vordringt, kann man am besten an den geraden Kanälen (und Schleifen) Aufschluß gewinnen, weil man sie naturgemäß bei senkrecht zur Nierenoberfläche stehender Schnittrichtung auf größere Strecken der Länge nach antreffen kann. Fig. 7 gibt die Verhältnisse wieder. Man sieht, wie die platten Epithelien sich auf der Membrana propria nach oben vorgeschoben haben, während das Lumen von den in Auflösung begriffenen nekrotischen Massen eingenommen wird. Nach oben hin gelangt man dabei bald bis an die Stelle, über die das Epithel noch nicht vorgedrungen ist, jenseits der also der Inhalt der Membrana propria nur aus nekrotischem Material besteht. Dieses Einwachsen in die geraden Kanäle geht vielfach über jene blaue Zone hinaus und zwar einmal, weil das in gerader Richtung sich bewegende Epithel rascher nach aufwärts gelangt als das in den gewundenen Abschnitten sich ausbreitende, und zweitens, weil ja die Tubuli recti vielfach weniger tief nekrotisch werden, so daß ihr Epithel schon in höheren Lagen zu wachsen beginnt, als das der Tubuli contorti.

In den nächsten Tagen dehnen sich nun alle diese Prozesse weiter aus und erreichen schließlich die Nierenkapsel. Die Schnelligkeit, mit der das geschieht, ist naturgemäß abhängig von der Dicke der gefrorenen Schicht und deshalb auch innerhalb desselben Objekts nicht überall dieselbe. Denn in den peripheren Teilen eines tiefer gefrorenen Bezirks erreicht das wachsende Epithel die Kapsel rascher als in der Mitte. So kann man in solchen Randabschnitten schon nach 3 Tagen die wenigen hier abgestorbenen Kanäle wieder mit Epithel versehen finden, während es, wenn ein Viertel der Rinde gefroren war, etwa 6 Tage dauert, bis jene blaue Zone sich bis zur Oberfläche ausgedehnt hat. Aber dann findet man (Fig. 6) immer noch nekrotische Massen von Epithelien umschlossen und einzelne Kanäle (*b*) sind noch nicht mit neugebildeten Zellen versehen. Ging die Kälte noch tiefer, so verzögert sich der Regenerationsprozeß wieder um eine wechselnde Zahl von Tagen. Aber dann werden auch nicht mehr alle Kanäle mit Epithel versehen, manche werden völlig ohne Regeneration resorbiert. In den übrigen, die wieder Epithel bekommen, verschwindet allmählich das nekrotische Material aus dem Lumen. Die Zellen, die sich weiter vermehren, werden nun zu kubischen oder leicht zylindrischen Elementen, welche einen bald

engeren, bald weiteren Kanal umschließen. Nur Protoplasma ist relativ wenig entwickelt und färbt sich außerdem schwach, so daß die blauen Kerne auch jetzt den Farbenton bestimmen.

So bilden sich also (Fig. 8 *B*) in den gefrorenen Bezirken überall neue Harnkanälchen, aber doch nur bei weniger tief greifendem Frost oder nur in den an das gesunde Gewebe anstoßenden Teilen ebenso wie vorher. In den subcapsulären Lagen der tiefgreifenden Bezirke bleibt ihre Zahl wesentlich geringer, sie liegen hier unregelmäßig weit auseinander.

Zwischen ihnen befindet sich verbreitertes Bindegewebe.

Schon in den ersten Tagen haben seine Zellen, zumal in den obersten Schichten und auf der Oberfläche der Niere, sich vermehrt, sie sind zu großen spindeligen und rundlichen, mitosenhaltigen Elementen geworden, die sich bald durch Bildung von Zwischensubstanz als Fibroblasten kennzeichnen. Im weiteren Verlauf des Prozesses werden sie unter Zunahme der Fibrillen in der gewohnten Weise wieder kleiner.

Auf diese Weise entsteht in den tieferen Schichten der großen Bezirke und in den flachen gefrorenen Abschnitten überhaupt eine mäßige Verbreiterung des Interstitiums. In den oberen Lagen aber erreicht diese Bindesubstanz eine größere Mächtigkeit und bildet besonders dort breite Züge, wo einzelne Harnkanälchen ganz resorbiert wurden.

Das Bindegewebe wird später immer faseriger, bleibt aber im übrigen bestehen. Damit ist eine dauernde Abweichung von der Norm gegeben. Aber eine andre macht sich in dem Verhalten der Harnkanälchen geltend, die nicht wieder völlig normal werden. Sie behalten eine indifferente Beschaffenheit (Fig. 8 *B*) und sondern sich nicht wieder in die verschiedenen normalen Abschnitte. Insbesondere bilden sich die funktionellen Strukturen der Tubuli contorti nicht wieder aus.

Die Bilder, die man so dort erhält, wo das Interstitium ausgesprochen vermehrt ist, erinnern in mancher Hinsicht an die der interstitiellen Nephritis, bei der ja auch in den veränderten Abschnitten die von reichlichem Bindegewebe eingeschlossenen Harnkanälchen ein kubisches indifferentes Epithel haben.

Aber noch eine andre Abweichung von der normalen Nierenrinde tritt hervor. Sie betrifft die Glomeruli. In den obersten Lagen gehen viele von diesen Körperchen ganz zugrunde oder er-

leiden tiefgreifende Umwandlungen. Wir wollen alle Veränderungen, die an ihnen vorkommen, im Zusammenhang besprechen.

Wir sagten oben, daß die Epithelien der Glomeruli sich, zumal in den tieferen, weniger stark getroffenen Abschnitten, zum Teil erhalten. Von ihnen können dann Neubildungsprozesse ausgehen. Ich sah dementsprechend in ihnen auch Mitosen. Die Vermehrung betrifft besonders das Epithel der Kapsel, deren Innenfläche sich mit kubischen, in die ausführenden Harnkanälchen kontinuierlich übergehenden Zellen bekleidet. In diese Tubuli können die Epithelien sich weiter ausbreiten. Es kann aber mittlerweile auch ein Wachstum der Epithelien dieser Kanäle eingetreten sein, wenn sie in dem zunächst unterhalb des Glomerulus gelegenen Anfangsteil nicht nekrotisch geworden waren, weil die Kälte hier nicht mehr intensiv genug einwirkte. Dann treffen die von beiden Seiten vordringenden Zellen irgendwo zusammen, oder bei Untergang des Kapselepithels wachsen die Harnkanälchenepithelien an seine Stelle. Im einzelnen lassen sich diese Vorgänge nicht genauer verfolgen, aber sie führen zuweilen zu höchst eigenartigen Bildern. Ich sah zwischen dem zweiten und dritten Tage Glomeruli, deren Kapsel mit einem hochzylindrischen Epithel ausgekleidet war (Fig. 9). Es erinnerte in dieser Form, abgesehen davon, daß seine einzelnen Zellen weit größer waren, an die embryonalen Verhältnisse der ersten Glomerulusentwicklung. Später wird solches hohes Epithel jedenfalls wieder abgeplattet, denn in älteren Stadien habe ich es nicht mehr angetroffen. Der Kapillarknäuel braucht bei diesem Verhalten der Kapselepithelien keine entsprechende Veränderung zu zeigen. Er bekommt allmählich seine normale Zahl von Epithelien wieder und übernimmt auch wohl wieder, wenigstens teilweise, seine Funktion. Die höher gelegenen Glomeruli behalten aber dauernde Veränderungen. Zwar das Kapselepithel regeneriert sich auch in vielen in Gestalt eines aus kleinen kubischen Zellen zusammengesetzten Belages. Aber der Kapillarknäuel wird kleiner, geht also teilweise zugrunde und füllt den Kapselraum nur noch sehr unvollkommen aus. In manchen schwindet er größtenteils oder ganz. Dann bleibt ein runder, epithelausgekleideter Hohlraum, dem man zuweilen seine Herkunft nicht sicher mehr ansieht. Noch andre Glomeruli gehen völlig zugrunde und an ihre Stelle tritt Bindegewebe.

Als Resultat der Untersuchungen an der Niere ergibt sich also, daß sich an die durch Gefrieren herbeigeführte Nekrose der Harnkanälchen eine außerordentlich lebhafte Regeneration an-

schließt, welche den größeren Teil der abgestorbenen durch neue Kanäle ersetzt. Die Glomeruli schwinden teils völlig, teils wird ihr Kapillarknäuel reduziert oder ganz beseitigt, teils kehren sie unter regenerativen Vorgängen am Epithel wieder zur Norm zurück. Aber funktionell bedeuten alle diese Vorgänge nicht sehr viel. Gewundene Harnkanälchen mit ihren typischen Strukturen bilden sich höchstens dort wieder, wo ihr Epithel in der Tiefe der gefrorenen Bezirke nur teilweise unterging, so daß die fehlenden Zellen von gleichartigen ersetzt werden können. In dem weitaus größten Teile der Nekrose geschieht das nicht. Hier müßte das völlig zerstörte Epithel der Tubuli contorti durch das der Glomeruli oder der Schleifen neugebildet werden. Es ist aber unwahrscheinlich, daß diese ganz anders differenzierten Zellen imstande sind, die funktionellen Eigentümlichkeiten der verloren gegangenen Epithelien wieder zu erzeugen. Demgemäß haben die neuen Kanäle dauernd eine abweichende Struktur. Sie besitzen ein meist kleinzelliges Epithel, welches dem der geraden Kanäle ähnlich ist, sie sind ferner durchschnittlich schmäler als die normalen Tubuli. Dazu kommt aber noch, daß sie auf einem ungünstigen Boden zu wachsen genötigt sind. Denn einmal ging die alte Membrana propria ausgedehnt zugrunde, ohne daß sich eine typische neue bildet, und andrerseits gewinnt das Interstitium nicht wieder die normale Struktur, es bleibt breiter und von dichterem Gefüge. So begreifen wir es, daß die Regeneration im ganzen trotz ihrer Lebhaftigkeit doch ohne funktionelle Bedeutung ist.

Ganz anders als meine Versuche sind die verlaufen, die HOCHHAUS[1]) angestellt hat. Er ließ ebenfalls die Nierenrinde gefrieren, sah aber auch nach Wochen keine nennenswerte Regeneration von Harnkanälchen, sondern nur eine Neubildung von Bindegewebe. Die nekrotischen Epithelmassen erfuhren teils eine Verkalkung, teils eine Kompression durch die sich narbig retrahierende Zwischensubstanz. Die Verschiedenheit der Ergebnisse erklärt sich aus der Ungleichheit der Versuchsanordnung. HOCHHAUS benutzte die durch Kohlensäure erzeugte weit intensivere Kälte und brachte so das Gewebe in allen seinen Bestandteilen zur Nekrose. Der gefrorene Bezirk bildete als Ganzes eine tote Masse, die sich insofern ähnlich verhielt wie der anämische Infarkt der menschlichen Niere, dessen Vergleichung mit den meinen experimentellen Herden naheliegt.

---

[1]) VIRCHOWS Archiv. 154.

Der **Infarkt** wird durch entzündliche Vorgänge, durch eine ringsherum gehende Leukocytenanhäufung demarkiert. Er bildet eine geschlossene, durch partielle Gerinnung feste Masse, die sich ähnlich wie ein organischer Fremdkörper verhält. An ihm finden Epithelien, die etwa am Rande sich vermehren und wie in meinen Experimenten einzuwachsen versuchen, einen Widerstand, der um so größer ist, als die toten Epithelmassen anfänglich gar nicht und auch später nur sehr langsam resorbiert werden, weil ein Kreislauf sich zunächst nicht wieder herstellt. Ähnlich liegen die Verhältnisse in den Versuchen von HOCHHAUS.

Daß aber die an den Infarkt angrenzenden Harnkanälchenepithelien lebhafte Teilungen eingehen, hat nach FOÀ[1]) besonders eingehend THOREL[2]) gezeigt. Er fand in ihnen viele Mitosen und sah ferner, daß die neugebildeten Zellen auf der Membrana propria sich in die toten Teile vorschieben und so eine, aber allerdings nur sehr kurze neue Epithelröhre schaffen. Er hat ferner gesehen, daß einzelne Kanälchen bzw. Zellen auch im Innern des Infarktes erhalten bleiben und Mitosen aufweisen. Ich selbst habe darauf hingewiesen, daß man in den späteren Stadien der Infarktbildung einzelne gerade Kanäle in ihn hineinragen sieht, die man wohl als neugebildet ansehen darf (VIRCHOWS Archiv. 155).

Aber im ganzen sind doch diese Regenerationsprozesse geringfügig. Sie reichen nicht entfernt an die heran, die in meinen Versuchen zur Beobachtung gelangten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI.

Fig. 1. Bei der Lupe gezeichnetes Übersichtsbild vom scharfen Rande eines Leberlappens des Kaninchens, 7 Tage nach Injektion von mehreren Kubikzentimetern Agar-Agarlösung in die Vena portarum. *GG* Gefäße, *L* Reste zugförmig angeordneten Bindegewebes. Alles übrige ist Bindegewebe mit zahllosen Gallengängen.

Fig. 2. Neubildung von Leberzellen an der Grenze nekrotischen (*R*) und erhaltenen Lebergewebes (*L*). Die mit *B* bezeichneten Leberzellenreihen sind neugebildet. In ihnen bei $a_1 a_1$ je eine Mitose.

Fig. 3. Übersichtsbild über die Leberzellenneubildung an Stelle nekrotischen, bereits resorbierten Lebergewebes. Die dunkel erscheinenden Zellstränge sind die neugebildeten, zwischen ihnen die sehr weiten, leer gezeichneten Kapillaren *CC*, *B* Bindegewebe, *LL* normales Lebergewebe.

---

1) ZIEGLERS Beitr. 5.

2) VIRCHOWS Archiv. 146.

Fig. 4. Aus einem Bezirk neugebildeter Leberzellen. Die dunklen Zellen S_1 S_1 sind die regenerierten, *L* die normalen Leberzellen. Erstere sind zweireihig angeordnet und umgeben kleine gallenkapillarähnliche Lumina. *BB* erweiterte Kapillaren.

Fig. 5. Gallengangähnlich angeordnete neugebildete Leberzellen aus einer Neubildungszone, wie sie in Fig. 3 wiedergegeben ist. *L* normale Leberzellen, *G G* die neugebildeten Zellen, die bei a_1 a_1 quer- und längsgetroffene spaltförmige Kanäle zwischen sich fassen.

Fig. 6. Neubildung von Harnkanälchen, bzw. von Epithelauskleidungen der alten Kanäle. In *a a a* ist das nekrotische kernlose Epithel von neuen Epithelien rings umgeben. In *b* ist noch kein Epithel neu gebildet. *c* ein neues Harnkanälchen, aus dem das nekrotische Material fast ganz verschwunden ist, daneben eines mit hohem kubischem Epithel. Bei *A A* Mitosen.

Fig. 7. Zwei gerade Harnkanälchen, die völlig nekrotisch waren, in die aber neue Epithelien in Gestalt platter Zellen von unten her hineingewachsen sind, und zwar in dem linken Kanal viel weiter als in dem rechten, in dem man nur zwei platte Zellen wahrnimmt.

Fig. 8. *A* ein gefrorener Abschnitt der Nierenrinde nach 1 Tag. Schwache Vergrößerung. Die Harnkanälchen sind größtenteils nekrotisch, in den Interstitien einige Kerne. *a*, *a* Glomeruli, deren Kerne meist nicht mehr färbbar sind. Unten eine Zone erhaltenen Nierengewebes mit einem Glomerulus *b*. *B* ein entsprechender Bezirk nach 14 Tagen. Die dort nekrotischen Harnkanälchen sind verschwunden, an ihrer Stelle sieht man neugebildete, die aber meist schmäler sind, dunkel aussehen und oben durch viel Bindegewebe getrennt sind. *C* ein reduzierter Glomerulus. Unten bei *n* einige normale Kanäle und ein ebensolcher Glomerulus.

Fig. 9. Glomerulus und anschließendes Harnkanälchen $2^1/_2$ Tage nach dem Gefrieren. Der Glomerulus ist gut erhalten, auf der Innenfläche seiner Kapsel ein hohes, leicht zylindrisches Epithel, welches sich in das Harnkanälchen fortsetzt.



Eine dritte Edelhirsch-Geweihstange über dem mit der Hinterhauptsschuppe verwachsenen Zwischenscheitelbein.

Von

Univ.-Prof. Dr. **H. Landois.**

Mit 3 Figuren im Text.

Eingegangen am 25. März 1904.

Es dürfte wohl das erste Mal sein, daß ein Hirschgeweih zur Entwicklung gelangte, bei welchem eine dritte Stange ganz an das Ende des Kopfes gerückt ist, wobei die drei Stangen ihre Stellung an den Ecken eines gleichseitigen Dreiecks haben. Ein solches soll hier abgebildet, beschrieben und der Ursache seiner Entstehung nachgeforscht werden.

Fig. 1.

Ein dreistangiges Edelhirschgeweih; 8½mal verkleinert.

Über die Herkunft dieses Geweihes habe ich folgendes erfahren: Der Kgl. Hoflieferant Otto Bock, Geweihhändler in Berlin, von dem ich das Geweih für 200 Mark für unser Zoologisches Museum hiesiger Universität erwarb, schrieb mir am 19. 12. 99: »Etwas wirklich Genaues kann ich nicht sagen, da der Erleger tot ist. Soweit wie sich die Erben erinnern, ist der Hirsch in den 70er Jahren auf dem Jagdrevier Briesen (Mark) erlegt. Erleger war zu der Zeit Pächter des Reviers.« Nach dem Forst- und Jagdkalender 1900 von

Neumeister und Behm, Berlin, S. 105, gehört Briesen zu der Majoratsherrschaft Madlitz, Besitzer Carl Graf Finck von Finckenstein, und bildet dort einen besonderen Schutzbezirk Wildheide. Die angrenzenden Schutzbezirke heißen Madlitz und Wilmersdorf; Provinz Preußen, R.-B. Frankfurt a. O.

In den Besitz dieses außergewöhnlichen Stücks gelangt, habe ich mich gleich mit den beiden deutschen Hauptforschern und Schriftstellern über die Geweihbildung der Hirscharten in Verbindung gesetzt und fachmäßige Auskunft erhalten.

Herr Prof. Dr. H. Nitsche an der Kgl. Sächs. Forstakademie Tharandt bei Dresden schrieb am 16. Dezember 1899:

»Eine solche Abnormität, wie Sie mir dieselbe schildern, habe ich selbst noch nicht gesehen und würde deren Existenz kaum für möglich halten, wenn mir nicht ein Fachmann dieselbe beschriebe. Bisher hatte ich die Fähigkeit Geweihe zu tragen als eine ausschließliche Eigentümlichkeit der Stirnbeine angesehen. Auch entspringen alle mir bekannt gewordenen Nebenstangen, von denen ich in meinen Studien über Hirsche, Heft I, bei Wilh. Engelmann in Leipzig, auf S. 20—39, vier verschiedene Typen aufgestellt habe, sämtlich vom Stirnbeine. — Ich bin sehr erfreut, daß das seltene Stück in so gute Hände geraten ist. Bitte mir mitzuteilen, wo Sie dasselbe beschreiben werden.«

Das Schreiben vom Herrn Forstmeister A. Rörig in Frankfurt a. M. ist vom 24. Dezember 1899 datiert:

»Die Entwicklung von Exostosen mit dem Ergebnis von Rosen- und Stangenbildungen auf dem Scheitelbein ist mir weder aus eigner Beobachtung noch aus der Literatur bekannt. Der von Ihnen mitgeteilte Fall dürfte daher eine große Seltenheit und der Veröffentlichung wert sein.«

Während uns Fig. 1 im Photogramm den Gesamteindruck des dreistangigen Geweihes vor Augen führt, erkennen wir aus der Umrißzeichnung der Schädeldecke von vorn oben in Fig. 2 besser die Einzelheiten.

Die beiden seitlichen Stangen sind ganz regelmäßig gebaut und bilden ein normales Geweih, wenn auch von geringer Stärke.

Die linke Stange mißt 49 cm, die rechte 48 cm in der Länge. Der Kronenumfang beträgt 16 bzw. 16,5 cm. Die Augensprossen zweigen sich dicht über den Kronen ab und sind 13 cm lang. In einem Abstande von 16 cm zweigt sich an der rechten Stange die 17 cm lange Mittelsprosse ab; die letzte Endspitze mißt 32 cm. An der linken Stange steht die Mittelsprosse etwas höher über der

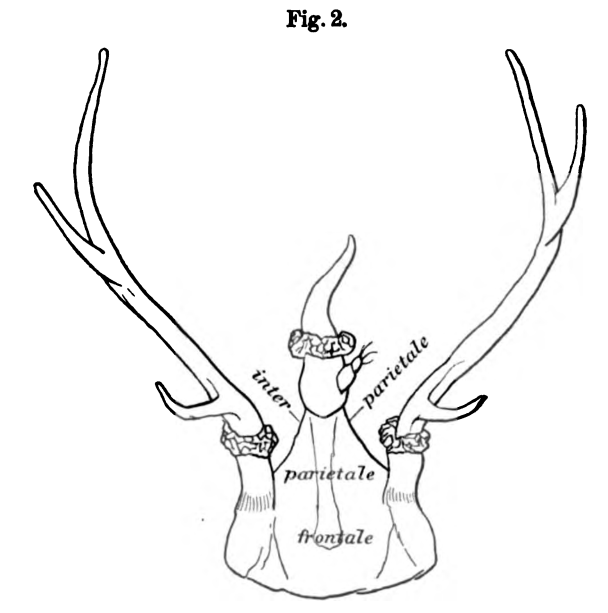
Augensprosse, nämlich 20 cm; die Mittelsprosse selbst mißt nur 12 cm und das Stangenende nur 28 cm. Die beiden Stangenendspitzen klaftern 40 cm. — Die enthaarte Kopfhaut der Schädeldecke ist nicht entfernt.

Die Hauptaufmerksamkeit zieht die dritte Geweihstange auf sich.

Zunächst schon wegen ihrer Stellung; sie ist nämlich ganz an das hinterste Ende des Kopfes gerückt.

Ihr Rosenstock ist nicht wie der an den beiden normalen Stangen säulenförmig rund, sondern unregelmäßig knollig. Seine Höhe beträgt 5,5 cm; an der dicksten Stelle mißt er im Umfang

Fig. 2.



Das dreistangige Edelhirschgeweih im Umriß von oben, auf 1/8 verkleinert.

11 cm. Am obersten Ende wird er regelmäßig säulenförmig und hat dort einen Umfang von 9 cm. Ganz bemerkenswert ist eine größere Warze, welcher noch eine kleinere aufsitzt. Beide zusammen erreichen eine Höhe von 1,9 cm, der Umfang ihrer Basis beträgt 3,6 cm. Sollte diese Warze als eine in der Neubildung einer Geweihstange begriffene Wucherung aufzufassen sein?

Auf dem Rosenstocke erhebt sich die eigentliche Stange. Ihre Rose mißt nur 12,5 cm im Umfange (gegen 16 und 16,5 cm der beiden seitlichen normalen Stangen). Die 10,5 cm lange Stange ist einfach, schräg nach links, die Spitze wieder etwas nach hinten gebogen. Rose und Stange dieser Nebenstange sind ebenso schön

geperlt wie die der beiden Hauptstangen. Die vorhandene Rose beweist, daß die Stange wenigstens schon einmal abgeworfen wurde.

So ragt diese Nebenstange (mit Rosenstock, Rose und Stange) 19,5 cm über dem Schädel hervor.

In der Regel pflegt man schädelechte Geweihe so zu präparieren, daß die Kopfhaut entfernt wird. Das ist bei unserm Stück nicht geschehen; die Decke ist zwar enthaart, jedoch nicht entfernt.

Der Grund dafür ist darin zu erblicken, daß die dritte Stange nicht mit dem Schädel verwachsen ist.

Ich habe den hinteren Teil der Schädeldecke in warmem Wasser aufgeweicht und konnte nun die Haut mit der Stange vom Schädel abheben. Dabei habe ich unter dem in der Haut steckenden Rosenstocke in dem Zwischenscheitelbein (Zwickelbein, Os interparietale) ein Loch beobachtet, welches, wie wir später sehen werden, sich durch den ganzen Knochen bis in die Gehirnhöhle fortsetzt.

Somit war die dritte Stange beim lebenden Hirsche etwas passiv beweglich.

Betrachten wir die **Schädeldecke von der inneren Seite** (vgl. Fig. 3).

Weil die Schädelnähte auf der Innenfläche der Schädeldecke noch deutlich sichtbar sind, läßt sich die Insertion der drei Geweihstangen hier deutlich erkennen (vgl. Fig. 3).

Die Rosenstöcke der beiden seitlichen normalen Stangen erheben sich wie gewöhnlich auf den Scheitelbeinen.

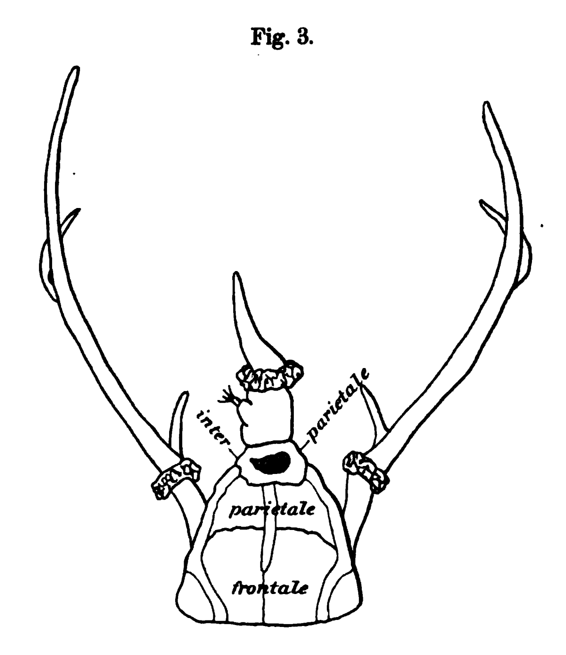
Die mittlere sekundäre Stange steht über dem Zwischenscheitelbein (Zwickelbein, Os interparietale), welches mit der Hinterhauptsschuppe (Squama occipitalis) innigst verwachsen ist. Beide sind schon in ihren Umrissen verbildet. Es hat das Zwischenscheitelbein oben eine bogige Begrenzung (im Gegensatze zu der sonst normalen wagerecht geraden). Seine größte Breite beträgt 40 mm, die Höhe 28 mm. Ganz abnorm ist hier das **unregelmäßig umgrenzte Loch** (21 mm breit, 13 mm hoch); es durchbricht in der Mitte den ganzen Knochen bis auf die Oberfläche. Das Loch, bzw. der Gang, hat eine hautartige Bekleidung an den Wänden. Das Loch ist wohl ohne Zweifel als durch Kugelschuß entstanden zu betrachten.

Versuchen wir die Beantwortung der Frage, **auf welche Ursache die Entwicklung dieser dritten Stange zurückzuführen ist?**

Sekundärstangen nennt Rörig (S. 269) »zum Unterschiede von den Stangen des eigentlichen Geweihes diejenigen Stangen, welche

an irgend einem Punkte des Stirnbeins, gelegentlich selbst am Scheitelbein, zur Entwicklung gelangen. Sekundärstangen verdanken ihren Ursprung Exostosen, deren Entstehung wiederum auf Verletzungen des Stirnbeins usw. zurückzuführen ist. Verletzungen dieser Art erhalten Cerviden gelegentlich der Brunftkämpfe durch die Geweihspitzen der Gegner oder auch durch Kugel- oder Schrotschüsse. Als Sekundärstangen können eigentlich nur solche Gebilde bezeichnet werden, die spießähnlich geformt und braun gefärbt, also gefegt sind.

Fig. 3.



Das dreistangige Edelhirschgeweih im Umriß von unten, auf 1/3 verkleinert,

In solchen Fällen sind Sekundärstangen den Stangen der eigentlichen Geweihe als vollkommen gleichwertig zu achten. Sie werden periodisch gewechselt wie normale Geweihstangen.«

Nitsche erörterte auch bereits schon früher die Frage: »welche Reize es denn sind, auf welche die gewöhnlich keine Geweihe erzeugenden Teile der normalen Rosenstöcke oder des Stirnbeins überhaupt mit der Bildung von Exostosen, Nebenrosenstöcken oder Nebenstangen antworten?« und bezeichnet deren Ergründung »keineswegs aussichtslos« (S. 50). Er führt diese Bildungen zunächst auf »Verletzungen der Knochenhaut« zurück.

Das Stirnbein, Scheitelbein, Zwischenscheitelbein und die obere Hälfte der Hinterhauptsschuppe gehören sämtlich nicht zu dem

Primordialcranium, sondern sind sekundäre, sog. Belegknochen des Schädels.

Die Stirnbeine sind die regelrechten Träger der Geweihe. Das Scheitelbein hat nur in seltensten Ausnahmefällen (vgl. Rörig S. 269) eine Stange entwickelt. Bei unserm monströsen Geweih liegt **zum ersten Male der Fall vor, daß sich über dem Zwischenscheitelbein eine Geweihstange entwickelt hat.**

Bei unsrer dritten Geweihstange liegt auch der Entstehungskern anders wie bei den gewöhnlichen Sekundärstangen. Während die Sekundärstangen in der Regel aus Wucherungen des Stirnbeins emporsprossen und sich bald in Rosenstöcke und Geweihstangen differenzieren, liegt in unserm Falle der Ossifikationspunkt in der Kopfhaut selbst. Dieser Hautknochen gliedert sich dann — ohne mit dem Schädelknochen in direkte Verbindung zu treten — in einen knolligen, passiv beweglichen Rosenstock und in die Stange mit ausgeprägter Rose.

Die Veranlassung für die Bildung dieser dritten Stange liegt augenscheinlich in dem Knochendefekt, den wir schon oben als den das Interparietale und die Squama occipitalis durchsetzenden Kanal beschrieben, der einer 13 mm dicken Kugel bequemen Durchgang gewährt.

Analoge Fälle, daß in der Haut der Säugetiere Knochenwucherungen auftreten, gehören nicht zu den Seltenheiten.

So ist bei der Giraffe das mittlere Knochenhorn ein Hautknochen, der nicht mit den Schädelknochen verwächst, während die paarigen Zapfen wie festgekittet erscheinen. Die Knochenzapfen der Hohlhörner sind gleichfalls Hautgebilde, die aber mit den Stirnbeinen fest verwachsen.

Operative Eingriffe in die Haut der Säugetiere haben oft Hautknochenbildungen zur Folge. So haben wir wiederholt in den Kastrationsnarben der Schweine, und zwar sowohl bei männlichen wie weiblichen Tieren, Hautknochen gefunden. Wir besitzen sogar in unserm anatomischen Museum einen platten Knochen aus dem Fettgewebe, der den Umfang eines Handtellers übersteigt. Es ist also nicht widernatürlich, wenn das Bindegewebe stellenweise in Knochengewebe sich umgestaltet, und zwar infolge operativer Eingriffe. Bei den Cerviden hat sowohl die Knochenhaut des Schädeldaches, als auch die Lederhaut daselbst die Fähigkeit erlangt, bei Verletzungen Knochen zu erzeugen, welche sich als sekundäre Geweihstangen ausgestalten können.

Die Streitfrage, ob die Geweihe Hautknochen sind oder nicht, ist noch nicht zum abschließenden Austrag gekommen. Unser vorliegender Fall kann als vereinzeltes Belegstück für die Ansicht von LATASTE gelten, der alle Geweihe für Hautknochen erklärt.

Wir beabsichtigen, in unserm Zoologischen Garten Versuche an Hirschen anzustellen, ob es möglich ist, durch operative Eingriffe künstlich Geweihbildung hervorzurufen.

Münster i. W.-Tuckesburg, 17. März 1904.

Literaturverzeichnis.

Dr. HINRICH NITSCHE, Studien über Hirsche. Heft 1. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1898. Untersuchungen über mehrstangige Geweihe. Mit 11 Lichtdrucktafeln, 1 Buntdrucktafel und 12 Abbildungen im Text.

A. RÖRIG, Über Geweihentwickelung und Geweihbildung. Archiv f. Entw.-Mech. Leipzig 1900, 1901. Vier Abhandlungen.

In diesen beiden Abhandlungen ist die reichhaltige Literatur über Geweihbildung und Entwicklung sorgfältig zusammengetragen; eine Einsicht daselbst überhebt uns hier weiterer Literaturangaben.

Einige weitere Bemerkungen über die Bedeutung gewisser Mißbildungen für die Entwicklungsmechanik.

Von

Professor E. Neumann
in Königsberg i. Pr.

Eingegangen am 31. März 1904.

Eine kürzlich in diesem Archiv publizierte Arbeit aus dem SCHAPERschen Laboratorium in Breslau[1]) enthält einen sehr beachtenswerten neuen Versuch, den von mir in einem früheren Aufsatz[2]) hervorgehobenen Widerspruch aufzuklären, welcher zwischen den Befunden bei gewissen Mißbildungen des zentralen Nervensystems und den herrschenden Ansichten über die Beziehungen desselben zu den peripherischen Organen, Nerven und Muskeln, zu bestehen scheint. Da ich jedoch den Ansichten des Verfassers in mehreren Punkten nicht beistimmen kann, so mögen mir hier einige Bemerkungen in bezug auf seine Ausführungen gestattet sein.

Wie mir scheint, handelt es sich bei dem Streit um zwei allerdings in innigem Zusammenhang stehende, aber doch sehr verschiedene Fragen, welche zur Erleichterung der Verständigung auseinander gehalten werden sollten, nämlich 1) wie ist es mit dem für das postembryonale Leben allgemein zugestandenen trophischen Einfluß der Nervenzentren auf die motorischen Nerven und die Muskeln in Einklang zu bringen, daß sich bei sog. Anencephalie und Amyelie die letzteren Organe bis zur Geburt hin normal entwickeln können,

[1]) GOLDSTEIN, Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Nervensystems auf die embryonale Entwicklung und die Regeneration. Bd. XVIII. 1. 1904.

[2]) E. NEUMANN, Einige Bemerkungen über die Beziehungen der Nerven und Muskeln zu den Centralorganen beim Embryo. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1901.

und 2) wie ist es zu erklären, daß im Gegensatz zu diesen Mißbildungen auch Fälle vorkommen, in welchen mit einem angeborenen zentralen Defekt zugleich auch ein Defekt der motorischen Nerven und Muskeln einhergeht? Es handelt sich also darum, die Lösung eines augenscheinlich bestehenden doppelten Widerspruchs zu finden.

Was die erstere Frage betrifft, so würde sie sich selbstverständlich am einfachsten und natürlichsten erledigen, wenn sich nachweisen ließe, daß bei den als Anencephalie und Amyelie bezeichneten Zuständen trotz des scheinbaren Mangels von Gehirn und Rückenmark doch immer noch Reste derselben vorhanden sind und daß in diesen Resten die zentralen Ganglienzellen, welchen der trophische Einfluß auf motorische Nerven und Muskeln zuzuschreiben ist, erhalten bleiben. Ein solcher Nachweis ist aber nicht zu führen; im Gegenteil hat sich (was auch GOLDSTEIN nicht in Abrede stellt) aus einer genauen mikroskopischen Untersuchung des Rückenmarks in mehreren von mir (l. c.) zusammengestellten Fällen — es sind dies die Beobachtungen von LEONOWA, C. und G. PETRÉN und FRASER, denen GOLDSTEIN noch eine von VERAGUTH hinzufügt — ergeben, daß in der Tat ein absoluter Mangel des Rückenmarks, von dem auch nicht eine Spur sich erhalten hatte, vorlag. — Es ist nun freilich auch öfters die Vermutung geäußert worden, daß in solchen Fällen erst kurz vor der Geburt die Zerstörung vorhandener Reste des Rückenmarks durch die macerierende Einwirkung der Amnionflüssigkeit zustande gekommen sein könnte, dieser Verdacht ist von mir jedoch bereits in meinem früheren Aufsatze mit Bestimmtheit zurückgewiesen worden, da eine solche macerierende Wirkung voraussetzen würde, daß der Fötus im Uterus vor der Geburt abstirbt, was jedenfalls in der Regel nicht geschieht.

Anderseits ist, um einen Ausweg aus den Schwierigkeiten zu finden, in Zweifel gezogen worden, daß bei den in Rede stehenden mißbildeten Früchten wirklich die motorischen Nerven und Muskeln ganz normale Verhältnisse darboten, und hervorgehoben, daß wenigstens leichtere Grade der Degeneration leicht übersehen werden konnten. Dieser Zweifel ist aber, wie ich behaupten muß, durchaus unbegründet, er wird weder durch meine eignen, noch durch die Untersuchungen andrer Autoren bestätigt und GOLDSTEIN, welcher selbst nicht Gelegenheit gehabt zu haben scheint, darüber Beobachtungen anzustellen, scheint dies auch zuzugeben, da er von einem »Fehlen (oder jedenfalls einer Verzögerung) einer Degeneration bei den amyelitischen Mißbildungen« (l. c. S. 81) spricht. Die

Untersuchungen haben bisher nicht feststellen können, daß das makroskopische Verhalten der Nerven in bezug auf Kaliber, Farbe und peripherische Verästelung, sowie ihre mikroskopische Struktur eine Abweichung von den gewöhnlichen Verhältnissen darbot und dasselbe gilt für die Muskeln. — Wir haben demnach mit der nach den vorliegenden Beobachtungen gesichert erscheinenden (auch von GOLDSTEIN nicht widerlegten und auch nicht unbedingt bestrittenen) Tatsache zu rechnen, daß trotz einer im embryonalen Leben eintretenden, zur völligen Destruktion führenden Störung in der Entwicklung der zentralen Gebilde Nerven und Muskeln zu normaler Ausbildung gelangen können.

Der Aufschluß, den uns nun die GOLDSTEINsche Arbeit über eine mögliche Erklärung dieser Tatsache gibt, besteht im wesentlichen darin, daß der Zeitraum von dem Eintritt jener Störung an bis zu der Geburt zu kurz wäre, um nachteilige Folgen für Nerven und Muskeln in die Erscheinung treten zu lassen, »hätten die Mißbildungen länger gelebt, so wäre es wahrscheinlich zu einer Degeneration der Muskulatur gekommen« (l. c. S. 81). Die Länge jener Zeit wird auf »nicht mehr als etwa 2—3 Monate« abgeschätzt, da nämlich der Zeitpunkt der Entstehung der Mißbildung in den 3. bis 4. Embryonalmonat verlegt wird und die Geburt angeblich immer bereits vorzeitig im 6.—7. Monat erfolgen soll. Hiergegen ist folgendes einzuwenden:

1) Eine Zeit von 2—3 Monaten genügt im extrauterinen Leben vollständig, um von den trophischen Zentren abgetrennte, z. B. durchschnittene Nerven und die von ihnen versorgten Muskeln in einen Zustand hochgradigster Degeneration zu versetzen; schon nach einigen Tagen ist der Beginn der Degeneration nicht zu verkennen, in 2 Wochen ist sie bedeutend vorgeschritten und selbst bei flüchtiger Untersuchung sehr auffällig, namentlich an den Nerven.

2) Der Beginn der Störung, welche bei jenen Mißbildungen im Rückenmark resp. Gehirn Platz greift, fällt aller Wahrscheinlichkeit nach in eine viel frühere Periode als den 3. oder 4. Embryonalmonat, nämlich in die weit zurückliegende Zeit, wo das Medullarrohr sich noch nicht geschlossen hat, d. h. in die ersten 3—4 Wochen der embryonalen Entwicklung (HIS), denn nach dem übereinstimmenden Urteil fast aller neueren Untersucher nimmt die Störung ihren Ausgang von einer verhinderten Schließung des Medullarrohrs und der Persistenz einer offenen Medullarplatte. Natürlich ist hiermit nicht eine sofortige Vernichtung der Struktur und Aufhebung der Funktion verbunden; daß aber die Störung ziemlich früh schon zu einem

Untergange des Rückenmarks führen kann, lehrt die Beobachtung, daß schon bei Früchten, welche die Hälfte der Schwangerschaft wenig überschritten hatten, ein vollständiger Defekt bestehen kann, wie ein solcher Fall z. B. von E. H. WEBER in seiner berühmten, für diese Fragen sehr bedeutungsvollen Abhandlung mitgeteilt wird.

3) Die Angabe, daß die Geburt der mit den Mißbildungen behafteten Früchte immer frühzeitig im 6.—7. Monat erfolgt, entspricht keineswegs den vorliegenden Beobachtungen, gar nicht selten sind dieselben vollständig ausgetragen; so befinden sich z. B. in der Sammlung des Königsberger Pathologischen Instituts drei Exemplare von ausgebildeter allgemeiner Rhachischisis und Amyelie, welche als Beweis für ihre annähernde oder vollständige Reife BÉCLARDsche Knochenkerne von 4—6 mm Durchmesser besitzen.

Wenn hiernach also die Zeit, während deren die Nerven und Muskeln ihres Zusammenhangs mit den Zentralorganen beraubt sind, in vielen Fällen unzweifelhaft erheblich länger ist als GOLDSTEIN vermutet, so mußten sich, — vorausgesetzt, daß eine trophische Abhängigkeit jener bei dem Embryo in demselben Sinne besteht, wie später nach der Geburt allgemeiner Annahme zufolge, — schädliche Folgen in doppelter Beziehung bemerkbar machen, erstens wäre zu erwarten, daß ein sehr deutlich in die Augen fallender Degenerationsprozeß an den zur Zeit der Zerstörung der zentralen Ganglienzellen bereits angelegten Muskeln und Nerven erfolgt, zweitens aber könnte von diesem Zeitpunkt an ein ferneres Wachstum derselben nicht mehr stattfinden, die Anbildung neuer Nerven- und Muskelfasern wäre ausgeschlossen. Wir werden demnach zu der Schlußfolgerung geführt, daß jene Voraussetzung nicht zutrifft, daß also *die einstweilen für das postembryonale Leben nicht abzuleugnende trophische Beeinflussung der Nerven und Muskeln durch die Zentralapparate in gewissen Abschnitten der embryonalen Entwicklung nicht vorhanden ist.* Zu diesem Schlusse habe ich mich denn auch in meinem früheren Aufsatz genötigt gesehen und auch andre Untersucher (LEONOWA, PETRÉN, FRASER) haben, wie aus den damals von mir angeführten Zitaten hervorgeht, wenigstens in Beziehung auf die Muskulatur, aus ihren Beobachtungen dieselbe Ansicht gewonnen.

Ich komme nunmehr zu der Erörterung der zweiten Frage: unter welchen Bedingungen verbindet sich im Gegensatz zu den eben besprochenen Mißbildungen mit der zentralen Störung ein Mangel der Nerven und Muskeln? Die alten ALESSANDRINI-WEBERschen Be-

obachtungen bieten ein klassisches, aber auch zugleich fast das einzige Beispiel für das Vorkommen einer derartigen Kombination dar, denn völlig gleichwertige Fälle aus der menschlichen Pathologie sind nicht bekannt. Eine kürzlich von HERBST[1]) für den hier vorliegenden scheinbaren Widerspruch gegebene Erklärung, dahin gehend, daß, wenn gleichzeitig mit den Zentren auch die Spinalganglien untergehen oder sich nicht bilden, die Bildung der Muskeln unterbleibt, andernfalls aber die Muskeln zufolge ihrer Verbindung mit jenen Ganglien durch die sensibeln Muskelnerven in normaler Weise sich entwickeln (die Erhaltung der motorischen Nerven wird nicht berücksichtigt), darf ich wohl nach meinen früheren Ausführungen[2]) als widerlegt betrachten und GOLDSTEIN stimmt mit mir hierin überein. Hier interessiert uns nur die Stellung, welche die Breslauer Arbeit zu jener Frage einnimmt, sie gelangt, ohne in bezug auf das Verhalten der Nerven bestimmt lautende Angaben zu machen, für die Muskeln zu folgendem Resultat:

Die ursprüngliche Bildung der Muskeln beim Embryo erfolgt durch Selbstdifferenzierung unabhängig vom Nervensystem und bevor ein Zusammenhang mit demselben vorhanden ist; zu ihrer weiteren Ausbildung und ihrem Wachstum ist aber die Herstellung einer Verbindung erforderlich; kommt sie überhaupt nicht zustande oder wird sie alsbald wieder unterbrochen, so unterliegt die Muskulatur »besonders leicht einer so hochgradigen Degeneration, daß nirgends mehr Spuren von Muskelfasern zu finden sind« (l. c. S. 75); letzteres ist eingetreten in den ALESSANDRINI-WEBERschen Fällen, eine fettige Metamorphose der durch Selbstdifferenzierung anfänglich entstandenen Muskeln soll hier zu einem völligen Schwunde derselben geführt haben, da die Zerstörung der Nervenzentren hier sehr frühzeitig erfolgte, während bei den gewöhnlichen Fällen von Amyelie und Anencephalie dies Ereignis erst später eintreten soll, nachdem die Muskeln bereits längere Zeit hindurch mit Hirn und Rückenmark verbunden gewesen waren; in dieser späteren Periode erleidet, wie schon angegeben, nach GOLDSTEIN die Degeneration der Muskeln eine Verzögerung oder fehlt wohl gänzlich.

Mancherlei Bedenken gegen diese Auffassung werden sich kaum unterdrücken lassen. Zunächst darf es wohl einstweilen noch keineswegs als eine durch die anatomischen Untersuchungen endgültig

---

[1]) HERBST, Formative Reize in der thierischen Ontogenese. 1901.

[2]) E. NEUMANN, Über die vermeintliche Abhängigkeit der Entstehung der Muskeln von den sensibeln Nerven. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.

sichergestellte Tatsache gelten, daß die erste Differenzierung der Muskeln als ein selbständiger Akt in einem nervenlosen Blastem vor sich geht, so scheinen z. B. die schon früher von mir zitierten Beobachtungen NUSSBAUMS[1]), wonach bei Anurenlarven die Muskeln von der Nerveneintrittsstelle aus in der Richtung, welche die in ihrer Anlage sich verbreitenden Nerven nehmen, wachsen, sehr dagegen zu sprechen. Ferner aber muß es als eine ganz willkürliche und der Wahrscheinlichkeit entbehrende Annahme erscheinen, daß, wenn wirklich ein solches nervenloses Unabhängigkeitsstadium der Muskulatur bestehen sollte, der Verlust der Zentralorgane sich am empfindlichsten für die Muskeln bemerkbar machen soll, wenn ihr Anschluß an dieselben entweder gar nicht zustande gekommen oder wenigstens sofort wieder aufgehoben worden ist, während in späterer Embryonalzeit schädliche Folgen nur zögernd oder gar nicht eintreten. Eine unbefangene Beurteilung ließe jedenfalls viel eher erwarten, daß, wenn die Muskeln aus ihrem Zustande der Autonomie heraustreten und unter die Botmäßigkeit der Nervenzentra gelangen, der Einfluß der letzteren nur ganz allmählich zur Geltung kommen könnte und demnach auch die Folgen ihres Verlustes um so weniger stark hervortreten müßten, je früher er erfolgt, am wenigsten aber, wenn er eintritt, noch bevor Muskeln und Nerven in Verbindung getreten waren. Auch gerät GOLDSTEIN in Widerspruch mit seiner eignen Erklärung, wenn er an einer andern Stelle (l. c. S. 83) sagt: »der Einfluß des Zentralnervensystems auf das Wachstum, die Erhaltung und normale Funktion der Muskulatur entwickelt sich von einem nicht näher zu bestimmenden Zeitpunkt inmitten der Embryonalperiode ab in stetig zunehmendem Maße«.

Eine befriedigendere und, wie ich glaube, bisher durch alle späteren Forschungen noch nicht widerlegte Erklärung scheint jedenfalls die vor mehr als 50 Jahren von E. H. WEBER aufgestellte Hypothese, für die ich in meinem ersten Aufsatz eingetreten bin, zu bieten: dieselbe leugnet eine Selbstdifferenzierung der Muskeln, statuiert vielmehr eine von den Nervenzentren ausgehende Bildung der motorischen Nerven und Muskeln und schreibt demnach das Fehlen der letzteren in den von WEBER selbst und von ALESSANDRINI beobachteten Mißbildungen nicht einer bis zum Schwunde gesteigerten Degeneration, sondern dem Ausbleiben ihrer Bildung zu, welches eine Folge des frühzeitigen Unterganges des Rückenmarks gewesen

[1]) NUSSBAUM, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 47. 1896.

sei, während in späterer Zeit, nachdem motorische Nerven und Muskeln bereits angelegt worden, ihre weitere Entwicklung und ihr Wachstum von einem Verlust der Nervenzentra bei dem Embryo nicht weiter berührt werde, wie in den gewöhnlichen Fällen von Amyelie anzunehmen sei.

Den von GOLDSTEIN gemachten Versuch, zu beweisen, daß auch in den WEBER-ALESSANDRINIschen Fällen Muskeln in einer gewissen frühen Zeit bereits existiert haben müssen, kann ich nicht für ausreichend halten. Wenn es heißt (l. c. S. 75), »nicht nur die erwähnte typische Lagerung der Sehnen und der die Muskeln ersetzenden Fettlamellen, sondern schon die bloße Anwesenheit von normal gebildeten Sehnen und von Fettlamellen an Stelle der fehlenden Muskellamellen machen die Annahme einer früheren Ausbildung der Muskulatur zum wenigsten wahrscheinlich«, so wird es jedenfalls nötig sein, sich zu vergegenwärtigen, daß sich einstweilen nur ganz unsichere Vermuthungen darüber aufstellen lassen, inwieweit vermöge der widerstreitenden Prinzipien der Selbstdifferenzierung und der gegenseitigen Korrelation eine den normalen Verhältnissen annähernd entsprechende oder eine bis zu einem gewissen Grade modifizierte morphologische Gestaltung der übrigen Teile zustande kommen kann, falls die Bildung der Muskeln gänzlich unterbleibt. Wie man aus GOLDSTEINS Äußerung in der Anmerkung auf S. 76 ersieht, hat er die Unsicherheit seiner Deutung des Befundes nicht verkannt.

Mag man nun aber diese neueste Theorie oder die alte WEBERsche Erklärung für besser begründet halten, in einer sehr wichtigen Schlußfolgerung stimmen beide überein, darin nämlich, daß in einer gewissen sehr frühen Embryonalperiode die Bedingungen für die Existenzmöglichkeit der Muskeln mit dem Verlust ihrer Zentren aufhören, während sie sich in späterer Entwicklungszeit trotz dieses Verlustes fortentwickeln können, ohne daß eine auffällige Degeneration eintritt. Hieraus folgt aber in Verbindung mit den vorangegangenen Erörterungen unmittelbar, daß zwischen jenem frühen embryonalem Stadium und dem extrauterinen Leben, in welchem die Zentren wieder einen sehr evidenten trophischen Einfluß auf Muskeln und Nerven ausüben, merkwürdigerweise eine Periode eingeschaltet ist, in welcher eine solche Abhängigkeit nicht nachzuweisen ist. Dieses Resultat, zu welchem mich bereits meine früheren Studien geführt hatten, wird also durch die Breslauer Arbeit mehr bestätigt als widerlegt, und wenn ich dasselbe selbst als

paradox bezeichnen mußte, so läßt sich doch hoffen, daß weitere Untersuchungen eine befriedigende Aufklärung bringen werden. Die überraschenden, aber allerdings einer Kontrolle noch sehr bedürftigen Mitteilungen BETHES[1]) deuten ja gleichfalls auf Rätsel hin, deren Lösung eine Reform bisher gültiger Anschauungen zu erfordern scheint.

Schließlich möchte ich noch ein in der GOLDSTEINschen Arbeit enthaltenes Mißverständnis berichtigen; in derselben wird bemerkt, daß ich als Argument gegen die HERBSTsche Behauptung von der Abhängigkeit der Muskelentwicklung von den sensibeln Nerven angeführt hätte, »sie erfordere die Annahme eines doppelsinnigen Leitungsvermögens der sensibeln Fasern« (l. c. S. 88). Mein Bedenken hat sich aber nicht gegen die Annahme eines doppelsinnigen Leitungsvermögens der Nerven, sondern vielmehr dagegen gerichtet, daß Nerven eine auf demselben beruhende doppelte Funktion ausüben, wozu natürlich noch andre Bedingungen erfüllt sein müssen als ein doppelsinniges Leitungsvermögen.

---

[1]) BETHE, Allg. Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 1903.

Besprechung.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904. G. Fischer. XIII u. 695 S. M. 13.—; gebunden M. 15.—.

Es ist dem Ref. ein großes Vergnügen, die vorliegenden »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« anzeigen zu können. An einem Lehrbuch der Pflanzenphysiologie von mittlerem Umfange, das zu geben der Plan des Verf. war, hat es in der Tat bisher gefehlt, und es ist sehr zu begrüßen, daß die botanische Lehr- und Handbuchliteratur nun um ein Buch bereichert worden ist, das eingehender über Pflanzenphysiologie berichtet als etwa die Darstellung Nolls im Bonner Lehrbuch, ohne so ausführlich zu werden, wie wir es an Pfeffers Handbuch schätzen. Josts neues Lehrbuch stellt sich die Aufgabe, »den mit den Grundlagen der Naturwissenschaft Vertrauten in die Physiologie der Pflanzen einzuführen«. Es wird aber nicht nur dem Studierenden gute Dienste leisten, sondern auch vom Fachbotaniker gern als Nachschlagebuch zur Hand genommen werden: die neue Literatur ist in ihm hinreichend ausführlich verarbeitet worden. —

Der Verf. gliedert seinen Stoff in drei Kapitel: Stoffwechsel, Formwechsel und Energiewechsel. Im ersten Abschnitt ist von der chemischen Zusammensetzung der Pflanze die Rede, von den osmotischen Eigenschaften der Zellen und von der Ernährung (Wasser, Aschensubstanzen, Kohlenstoff und Stickstoff). Im dritten werden die verschiedenen Bewegungsformen der Pflanze (hygroskopische, Variations- und Mutationsbewegungen und lokomotorische Bewegungen) behandelt. Das zweite Kapitel: Formwechsel behandelt die Wachstums- und Gestaltungsvorgänge der Pflanzen, ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen und die Wirkungsweisen der verschiedensten Faktoren, soweit sie sich in Wachstums- und Gestaltungsvorgängen der Pflanzen bekunden. Die Vertreter der causalen Forschung wird der zweite Abschnitt des Buches besonders interessieren. Die »unbelebte Außenwelt« wirkt vor allem durch Temperatur, Licht und stoffliche Beeinflussungen auf Wachstum und Gestaltung der Pflanzen; geringere Bedeutung kommt der Schwerkraft und den mechanischen Einwirkungen zu. Fremde Organismen wirken bestimmend vor allem, wenn parasitische Beziehungen vorliegen, wie bei den Gallen. Daß die Teile des eignen Körpers sich gegenseitig in mannigfaltiger Weise beeinflussen (Korrelationen des Wachstums), zeigen die Reaktionen der Pflanze auf Verwundung, zeigen die Regenerationserscheinungen, die Folgen der Transplantation u. v. a.

Ungeachtet der dankenswerten Ausführlichkeit, mit welcher Verf. den Resultaten der causalen Forschung gerecht wird, macht sich hier und da eine Lücke in den Literaturnachweisen geltend. Einen Hinweis auf Roux's Kampf der Teile im Organismus haben wir in der 20. Vorlesung nur ungern vermißt, — um so mehr, als an der gleichen Stelle so mancher minder wichtigen Schrift

gedacht wird. Die Worte, mit welchen Verf. (auf S. 414) seine Behandlung entwicklungsmechanischer Probleme beschließt, und in welchen er empfiehlt, »die bescheidenen Anfänge der Entwicklungsphysiologie nicht als ‚Entwicklungsmechanik‘« zu bezeichnen, da wir durch unsre bisherigen Kenntnisse doch keine Einsicht in den Gang der »Maschine« gewinnen —, beruhen auf dem alten, nun schon so oft berichtigten Mißverstehen des von Roux eingeführten Wortes Entwicklungsmechanik, das sich auf alles causale Geschehen im Organismus bezieht, ohne Rücksicht darauf, ob wir letzteres im einzelnen auf grob-mechanische oder auf andre physikalische und auf chemische Wirkungen zurückführen können.

Hin und wieder ist dem Ref. bei Lektüre des zweiten Kapitels eine starke Betonung des teleo-biologischen Standpunktes aufgefallen. Wenn schon die biologische Deutung »normaler« Wachstums- und Gestaltungsprozesse nicht immer zu befriedigenden Resultaten führt, so scheint bei der Behandlung pathologischer Fälle der von den Teleologen beschrittene Weg besonders schwer passierbar zu sein. Auf S. 373 schreibt Jost: »Besser als über die Ursachen sind wir im großen und ganzen über die biologische Bedeutung des Etiolements orientiert (Godlewski 1889, Darwin 1896). Wenn wir die Überverlängerung bestimmter Organe als das Wesentliche am Etiolement betrachten, so dürfen wir diese Erscheinung als eine Anpassung, als den Versuch der Pflanze auffassen, der Dunkelheit zu entfliehen. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es gleichgültig, ob die Internodien des Stengels oder der Blattstiele sich verlängern. Die Hauptsache ist, daß die speziell lichtbedürftigen Organe aus dem Dunkeln herausgehoben werden. Als zweckmäßig kann dann noch bezeichnet werden, daß die Blätter klein bleiben, solange sie nicht funktionieren können.« Ref. kann nicht umhin zu gestehen, daß ihm mit Erklärungen teleologischer Art in diesen und allen ähnlichen Fällen wenig zum Verständnis der Erscheinungen beigetragen zu sein scheint. Wir sehen doch, daß auch in andern Fällen die Blätter klein bleiben, — auch dann, wenn Licht genug auf sie einwirkt, um Assimilationstätigkeit in ihnen anzuregen. Wir sehen ferner, daß auch in andern Fällen die Internodien sich übermäßig verlängern, wo es sich nicht um eine Flucht aus der Dunkelheit handeln kann. Oder suchen die Pflanzen auch aus der allzu feuchten Atmosphäre zu fliehen? Und fliehen die Pflanzen, die von gewissen parasitären Pilzen infiziert sind, vor ihren myceltreibenden Verfolgern? — denn auch bei pilzkranken Pflanzen treten zuweilen ganz ähnliche Überverlängerungen ein, wie an den im Dunkeln gewachsenen Exemplaren. Ganz ähnliche Betrachtungen, die nicht gerade zu einer konsequenten Durchführung der bisher vorliegenden teleologischen Erklärungsversuche einladen, ließen sich auch bei manchen andern abnormalen Wachstums- und Gestaltungsvorgängen anstellen. —

Ref. möchte die vorliegende Besprechung nicht schließen, ohne hervorzuheben, daß Josts Buch durchweg in vorzüglichem Stil geschrieben ist; seine Lektüre ermüdet nirgends, trotz der Fülle der Einzelheiten, die zu verarbeiten waren. Unter diesen Umständen wird das Buch gewiß einen großen Leser- und Freundeskreis finden.

Halle a. S. **E. Küster.**

Berichtigung.

In der auf S. 183 stehenden Übersetzung der Conclusions seiner Abhandlung wünscht Herr Prof. BATAILLON dem zweiten Satze des § 2 die folgende Form zu geben:

»Die rohe Anschauung von einem Parallelismus zwischen einem äußerlichen Faktor und einem eigentlichen fernen Entwicklungsphänomen läuft Gefahr, uns einen ganzen vermittelnden Determinantenkomplex zu verschleiern, von dem wenigstens gewisse Hauptpunkte nicht direkt von irgend einer spezifischen chemischen Beschaffenheit des umgebenden Mediums abhängen.«

Der Aufsatz REED, auf den Herr MORGAN in seiner in diesem Heft enthaltenen Abhandlung Bezug nimmt, mußte für das nächste Heft zurückgestellt werden, da die nach Amerika gesandte Korrektur verloren gegangen ist.

The Regeneration of the First Leg of the Crayfish[1].

By

Margaret A. Reed.

With Plate XVII—XVIII and 3 figures in text.

Eingegangen am 1. Februar 1904.

Owing to the presence of a definite breaking joint in the second podomere of the first pair of legs of the crayfish, and to the fact that no muscles cross the breaking joint, the question arises as to how the cells to form the new muscles of the regenerated leg arise, whether from the old muscles, which are uninjured, or from some other source.

Under the direction of Professor MORGAN, the study of this problem was carried on in the Biological Laboratory of Bryn Mawr College during the winters of 1902 and 1903.

Three sets of crayfish, varying in length from two to eight centimeters were used. They were found in the brooks about Bryn Mawr. The species was not determined. The crayfish were kept in glass dishes under running water and fed occasionally with earthworms. In all cases the first leg or cheliped was operated upon. If the distal end is injured at any level autotomy takes place at the breaking joint.

The walking legs may be thrown off by autotomy also, but not with as great ease as the cheliped. The walking leg must be held with the scissors or forceps after it is cut in order to cause autotomy to take place. The leg is thrown off, not at a special plane in the exoskeleton of the second podomere, but at the free joint between the second and the third podomere.

Occasionally it is impossible to cause autotomy of a walking leg. This is particularily true if one leg has already been thrown off. In such a case a new leg regenerates from the cut-surface,

[1]) Infolge gänzlichen Ausbleibens der wiederholt gesandten Korrekturen ohne die Korrektur der Verfasserin gedruckt.

although the regeneration is much slower than when it takes place from the breaking joint.

The crayfish were killed and preserved at varying intervals to obtain a series of stages showing the development of the new leg from the time the leg is thrown off until it is fully formed.

That is, a series such as, 0, 15 mins., 30 mins., 1 hr., 3 hrs., 7 hrs., 10 hrs., 12 hrs., 15 hrs., 18 hrs., 24 hrs., 32 hrs., 48 hrs., . . . 480 hrs., 492 hrs., 504 hrs.

Usually at the end of three weeks the new leg is plainly visible to the naked eye. It consists of the normal number of podomeres, with the chelae well formed, but it is much smaller than the normal leg. The size of the leg increases with each succeeding moult until it attains the size of the lost leg.

When the crayfishes were killed, the thorax was opened and placed in corosive acetic (corosive sublimate, 95 c. c. + glacial acetic, 5 c. c.), hardened, decalcified in nitric acid (HNO_3, 2 c. c. + H_2O, 98 c. c.; or 70% alcohol, 98 c. c. + HNO_3, 2 c. c.); embedded in hard paraffine, sectioned, and stained on the slide with DELAFIELD's Haematoxylin (differentiated with Orange G). This stains the nuclei a purplish blue, while the blood, chitin and protoplasm of the connective tissue cells are yellow.

The normal cheliped of a crayfish consists of six podomeres, each of which has an extensor and a flexor muscle. These muscles are attached to the exoskeleton of the distal podomere by a central tendon-, a plate-like ingrowth of the exoskeleton toward which all the muscular fasciculi converge. These muscles cross the joint and are inserted on the proximal podomere just back of the membrane of the joint.

The second podomere is peculiar in that it has two grooves around it, each lacking hairs and hair-pores in the exoskeleton along these lines. When the leg is injured distal to this place, it separates by a reflex action along the proximal groove. ANDREWS[1]) calls this groove the breaking joint and describes it as, »a definite plane of discontinuity in the lamellar structure of the chitinous exoskeleton at the proximal groove. Extending from the exoskeleton part of the plane of rupture there is a definite structure in the soft part of the leg, forming a double-walled membrane extending inwards from the epidermis to the central nerve and blood vessel. When the leg is

[1]) American Naturalist. Vol. XXIV. No. 278.

thrown off, the distal fold is cast off with the leg while the proximal fold remains attached to the stump.

After autotomy, the edge of the chitinous exoskeleton presents a smooth surface, slightly convex and sharply cut off, entirely different from the ragged edge presented when the leg is broken at any other level. Almost no bleeding takes place, when the leg is thrown off at the breaking joint. One or two drops of blood are shed, which form a clot in the opening through which the nerve and blood vessel passed. The membrane, with the opening filled with a clot of blood, is plainly visible after the leg has been thrown off, in the crab, lobster, or large crayfish.

In the lobster and the hermit crab the opening through the membrane for the nerve and the blood vessel is in about the center of the exposed surface when the leg is thrown off, but in the crayfish the opening is not in the center of the membrane but to one side. The membrane does not extend over this side, or if it does, it is so small a fold as to give the appearance of none.

The breaking-joint divides the second podomere into two parts, a proximal and a distal part, each of which possesses a flexor and an extensor muscle. The flexor muscle of the proximal part consists of four branches, which have their tendons attached distally on the same trunk, formed by a chitinous ingrowth of the exoskeleton slightly below the level of the breaking joint (Fig. 3 *a*), while their proximal insertions are separate. The largest bundle of fibers, belonging to this muscle, is inserted along the ventral edge of the posterior wall of the first thoracic segment. Another bundle is attached deeper to the lateral dorsal wall of the same segment, while the other two bundles are inserted on the wall of the first podomere of the leg. The flexor muscle is larger than the extensor muscle, and consists of two branches each with its own attachment distally and proximally although near together. One branch has its tendon formed as an ingrowth from the ridge of the exoskeleton just beneath the breaking joint and dorsal to the hinge of the joint between the first and the second podomere, Fig. 3 *b*. It passes as a thin bundle of fibers to the dorsal lateral wall of the first thoracic segment where it is inserted. The other bundle is thick and short. It has its tendon formed as an ingrowth from the exoskeleton near that of the first bundle (Fig. 3 *c*), and is inserted on the wall of the first podomere of the leg. The nerve and blood vessel lie in the space between the extensor and the flexor muscle.

The distal portion of the second podomere also possesses an extensor and a flexor muscle although small in comparison with the other muscles of the leg. The tendon of the flexor muscle is formed as an outgrowth of two branches from the ventral wall of the third podomere, Fig. 3 *e*. The muscle bundles are attached along the edge of the edge of the brèaking joint at the dorsal side of the second podomere. The tendon of the extensor muscle is an outgrowth of the edge of the third podomere near that of the flexor muscle, but nearer the dorsal wall (Fig. 3 *d*). The muscle bundles partly cross those of the flexor and are inserted along the edge of the breaking joint at the ventral side of the podomere.

As far as I have been able to make out, autotomy takes place as follows. A contraction of the extensor muscle of the proximal portion of the second podomere draws the leg sharply back against the carapace of the thorax. Then, probably, by a contraction of the flexor muscle of the distal portion of the second podomere, the leg is separated along the breaking point.

That the extensor muscle is the muscle chiefly involved has been shown by MORGAN in his experiments on hermit crabs, where he found that when this muscle was cut, autotomy did not take place at the breaking joint. In my experiments on both hermit crabs and crayfish, I found that cutting this muscle would prevent autotomy. FREDERIQUE[1]) has shown that autotomy is not due to a weakness at the breaking joint, but to a reflex action, and that it may be brought about by a stimulation of the thoracic ganglion as well as by a stimulation of the nerve of the leg itself. MORGAN[2]) has shown that section of the nerve at the base of the leg, or proximal to the breaking joint will prevent autotomy.

It has usually been taken for granted that the breaking joint is merely a modified joint. The double fold of membrane and the plane of discontinuity in the exoskeleton have something of the structure of a joint between two podomeres. The fact that the first pair of legs or the chelipeds have only six podomeres, while the walking legs have seven, and also the fact that the walking legs may be thrown off, although with difficulty, at the free joint between the second and the third podomeres, seemed to add to the evidence that the breaking-joint had once been a true joint, which was no longer

1) »Travaux du Labaratoire«. I—II. 1887/8.
2) Anat. Anz. XVII. 1900.

used as a joint, but had become differentiated for the purpose of casting off the leg when the leg was injured.

Comparing the different thoracic legs of a lobster, I find that the fusion of a joint has taken place not between the second and the third podomeres of the leg but between the third and fourth podomeres. Figs. 1, 2 and 3 illustrate this point. Fig. 1 is one of the third pair of walking legs (composed of seven podomeres). The third podomere, 3, is small and the joint between the third and the fourth podomeres does not move easily. Fig. 2 is one of the second pair of walking legs and here the joint between the third and the fourth podomeres is marked, but it is not a real joint and no movement occurs at this place. Fig. 3 is the cheliped, and here we have no sign of the joint between, the third and fourth podomere which have fused, but we do have the breaking joint appearing in the second podomere. Here the arrangement of the muscles is not that of the joint between the third and the fourth podomeres, which have become fused. It seems therefore erroneous to state that the breaking joint corresponds to the lost joint, for in the lobster, at any rate, this is not the case.

The internal structure of the normal leg has been described above. In the crayfish, sections through the breaking joint do not show the membrane for the breaking joint as stretched completely across the stump, but as lacking on the dorsal side or very slightly invaginated and not extending inwards to the central nerve. This is not the case in the lobster

Fig. 1.

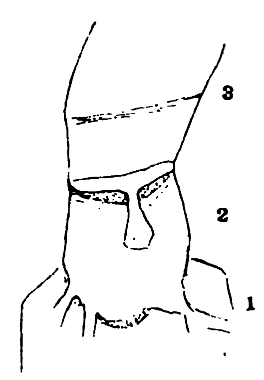


Fig. 2.

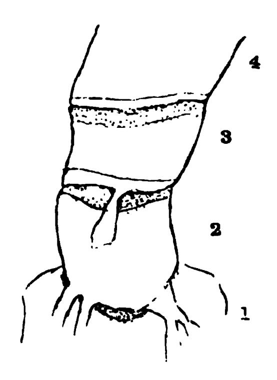
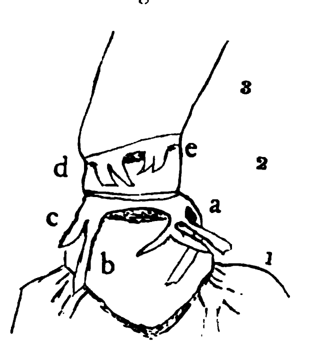


Fig. 3.



or hermit crab. Fig. 1 Pl. XVII shows a section through the breaking joint of a normal leg. The plane of discontinuity in the chitin is at right angles to the long axis of the leg, and extending in from this is the double fold of cells (*E*), which form the membrane of the breaking joint. The nerve (*n*) passes nearer to the dorsal wall and on this side the definite double layer of cells is not shown although the plane of discontinuity (*sd*) in the exoskeleton is present. The space between the nerve and the wall of the exoskeleton is filled with connective tissue cells (*st*). The large blood vessel, which is not shown in this figure, lies close beside the nerve (*n*).

Almost immediately after autotomy has taken place, the ectoderm cells of the membrane are found stretched across the opening through which the nerve and blood vessel passed, Fig. 2, shows a section through a stump from which the leg has been thrown off for fifteen minutes. The double layer of flat cells (*E*), which form the proximal fold of the membrane have sent out a single layer (*e*) over the opening from which the torn end of the nerve has slightly withdrawn. Small round cells, with deeply stained nuclei, appear at the broken end of the blood vessel and scattered through the connective tissue. These blood cells (*b, c*) form a plug at the opening through the membrane, and collect in a thick layer just beneath the ectoderm cells (*E*), which form the proximal layer of the membrane of the breaking joint, as may be seen in Fig. 3. The whole stump is filled with blood, which appears as fine granules, stained yellow, and fill up the spaces between the cells. The ectoderm cells, which line the exoskeleton of the leg are seen as a columnar layer (*E'*), just beneath the chitin and in some sections slightly drawn away from the exoskeleton. The nuclei of these cells are larger and more granular than those of the connective tissue cells or the blood cells. These cells remain at rest for some days while the blood cells continue to fill up the interior of the stump. After a time these blood cells arrange themselves in horizontal lines crowded close under the ectoderm cells of the membrane, Fig. 3. In a few hours from the time the leg was thrown off, the membrane takes on the appearance of dead tissue. This membrane, together with the blood cells beneath, serves as a protection for the broken end of the stump, and take no farther part in the regeneration of the new leg. The blood cells soon degenerate as may be seen in Fig. 6 and most of them are thrown away with the membrane, when this is later cast off.

The processes, which have gone on up to this time have been a sort of preparation for the regenerative processes, which begin about five days after the leg has been thrown off. At this time the columnar epithelium (*E'*) lining the exoskeleton begins to push forward through the blood cells to form a single layer over the broken surface, Fig. 4. No mitotic figures are found until after the ectoderm has formed a layer over the exposed surface. The cells push out from all sides and meet near the center, thus they form a complete, one celled, layer over the broken end. Later these ectoderm cells secret chitin over their surface, and bulge outwards through the protective covering formed by the old membrane and blood cells.

Fig. 5 shows a section through the proximal part of the second podomere where the new ectoderm cells (*E'*) have formed a layer over the broken end. The old ectoderm cell of the membrane (*E*) of the breaking joint together with the blood cells beneath, still form a covering over the exposed surface. The nuclei of the blood cells, Fig. 6, within the stump are breaking up and disappearing, but at this time there are still great many of them still scattered through the connective tissue.

Shortly after the ectoderm cells have formed a layer across the broken end, the cells in the central part of this layer begin to proliferate forming a thickened disc, distal to the broken end of the nerve. These cells divide by mitosis, and dividing cells are seen scattered through the proliferating part (Fig. 7). Many of these cells, as they are proliferated, push their way between the cells of the broken end of the nerve. Fig. 8 shows the ectoderm thickened with some of the cells pushing into the interior. A few blood cells still remain scattered through the tissue, but at this time the greater number of them have disappeared.

As the ectoderm proliferates, the new part begins to push out and soon breaks through the old membrane. A secretion of chitin is formed over the exposed surface, which secretion continues to become thicker as the new part becomes older. In some crayfish this projection of the ectoderm cells occupies in the greater part of what was the exposed surface, while in others it simply extends out from the central part. Fig. 9 shows a growing tip with the ectoderm cells everywhere proliferating and pushing into the interior. Mitotic figures (*FM*) are seen among the cells, which have been pushed in, as well as among those, which are still proliferating. As the cells push in they elongated, and many join to the cells of the nerve. These later

differentiate, the nuclei elongating and taking the yellow stain of the nerve-sheath cells. In Fig. 10, the pushing in of the ectoderm (E') is plainly shown, also two mitotic spindles (S) are to be seen among the proliferating cells. The ectoderm cells are forming the new nerve by adding themselves to the end of the old nerve.

As the new part of the leg grows out, it does not remain straight (Fig. 11) but folds in places, which will later form the joints between the podomeres.

This folding in for the joints is brought about by the pushing in of the ectoderm cells in certain places. These cells continue to secret chitin so that a thin layer of chitin surrounded by ectoderm cells, is formed extending into the interior. This pushing in takes place around the leg at the same time, as may be seen in Fig. 12, which is a section cut near the surface. This figure shows the beginning of this folding in the cells, which are differentiating to form the nerve are shown at N. Masses of ectoderm cells (*mc*), collected beneath the invagination of the ectoderm cells, will later differentiate to form the muscles. Many mitotic figures are seen, and the cells are proliferating throughout the growing end. All the cells present at this time have the appearance of ectoderm cells, except those, which are forming the nerve. These are elongated and stain a deeper yellow than the other cells.

After the pushing in has gone on for some time, a split appears along the line of chitin extending inwards from the outer surface. This split opens out and forms the fold for the joint. Although the split continues only for a short distance in the chitin, the ectoderm cells continue to grow inwards, and finally form the tendon for the muscle (Fig. 16).

The masses of ectoderm cells, which remain in the fold formed by the ingrowth of the ectoderm increase in number by the division of the cells already present, as well as by the addition of cells from the proliferating ectoderm of the exoskeleton, Fig. 13.

The ectoderm cells with their layer of chitin push in among these cells so that the tendon for the muscle lies surrounded by this mass of cells. After a short while these cells begin to elongate and to differentiate into muscle tissue. Fig. 14 shows such a stage in the development. The ectoderm cells of the exoskeleton have pushed in to form the tendon of the muscle, while the ectoderm cells of the inside have elongated and arranged themselves in lines extending from the ectoderm of the tendon to the ectoderm of the exoskeleton.

These cells continue to differentiate into muscle cells to form the fasiculi, which are attached along the ectoderm of the tendon and inserted among the ectoderm cells of the exoskeleton, Fig. 15.

The articulations between the podomeres do not appear until after the muscles are formed. Shortly after the muscles are formed, the exoskeleton, distal to the ingrowths for the tendons of the muscles, forms the hinge-joint with the membrane between secreted by the ectoderm cells, which were proliferated from the surface ectoderm.

I have compared the regeneration of the leg of the crayfish with that of the hermit crab (thrown off by autotomy at the breaking joint). Here almost the same development takes place. Figs. 16 and 17 show sections through the leg of the hermit crab at about the same stages in the regeneration as those represented in the crayfish by Figs. 7 and 9. The breaking joint has the same structure, except that the membrane is continued on the dorsal side, and the opening for the nerve and blood vessel is nearer the center of the membrane. The proliferation of ectoderm to produce the cells that will give rise to the new muscles takes place in the hermit crab in the same way as in the crayfish.

In closing I wish to mention a result obtained in the hermit crab by splitting the stump of the leg lengthwise after autotomy had taken place. In several cases after splitting the stump, two new legs appeared in a short while. Sections through this region show that the nerve is split, one branch going to each leg. It is probable that a new leg was developed at each end of the split nerve, since in all other cases where only one leg regenerated, the nerve shows no sign of any injury. In these cases it is probable that the nerve was not cut.

Summary.

When the first leg of the crayfish is thrown off at the breaking joint, no muscles are injured, and the muscles for the new leg are formed from cells proliferated by the ectoderm. Although the nerve is torn when autotomy takes place, the cells to form the new nerve (or at least the new nerve sheath), are also differentiated from cells proliferated by the ectoderm. In the hermit crab also the muscles of the new leg are formed by ectodermal cells.

If, after the leg of the hermit crab has been thrown off at the breaking joint, the base is split lengthwise so that the nerve is divided

or cut in two, there often appear two new legs, one connected with each end of the old nerve.

Bryn Mawr College, June 19, 1903.

Zusammenfassung.

Wird das erste Bein des Flußkrebses durch Abbrechen des Gelenkes von diesem an entfernt, so wird kein Muskel verletzt und die Muskeln für das neue Bein werden durch Zellproliferation seitens des Ektoderms gebildet. Obgleich der Nerv bei stattfindender Autotomie (freiwilliger Abschnürung des Gliedes) zerrissen wird, so werden die Bildungszellen für den neuen Nerven (oder zum mindesten für die neue Nervenscheide) gleichfalls von sich differenzierenden durch Proliferation entstandenen Ektodermzellen gebildet. Beim Einsiedlerkrebs werden die Muskeln des neuen Beins gleichfalls durch Ektodermzellen gebildet.

Wenn beim Einsiedlerkrebs das Bein durch Abbrechen des Gelenkes entfernt wurde, so ist die Basis der Länge nach gespalten, so daß der Nerv geteilt, der Länge nach getrennt wird. Dann erscheinen oft zwei neue Beine, jedes mit einem Stumpfteil des alten Nerven in Zusammenhang stehend.

Künstliche Erzeugung von Margines falciformes und Arcus tendinei.

Von

Jiro Kaneko,

Professor an der medizinischen Hochschule zu Kanazawa (Japan).

Aus dem anatomischen Institut zu Halle a. S.

Mit Tafel XIX—XXI und 13 Figuren im Text.

Eingegangen am 6. April 1904.

Zur Verwirklichung meiner Absicht, über Entwicklungsmechanik zu arbeiten, widmete ich mich vom Januar 1903 ab einer experimentellen Untersuchung bei Herrn Prof. WILH. ROUX. Derselbe hat die individuelle Entwicklung der Lebewesen in zwei genetisch wesentlich verschiedene Perioden eingeteilt. In eine erste Periode, in welcher die Gestaltung durch besondere vererbte Gestaltungsmechanismen stattfindet, und eine ihr folgende, in welcher die Funktion der Organe gestaltenden Anteil ausüben kann.

Die erstere, wohl die meisten Klassen- und Artcharaktere gestaltende Periode hat bisher vorzugsweise Bearbeitung gefunden, indem fast alle Arbeiten des Archivs für Entwicklungsmechanik von ihr handeln.

Mir wurde dagegen eine Aufgabe aus dem Gebiet der funktionellen Periode zugeteilt in folgendem Programme:

»Es soll an jungen Wirbeltieren geprüft werden, ob es möglich ist, aus noch indifferentem oder auch aus bereits spezifisch geordnetem Bindegewebe künstlich die Bildung einer typischen, also in der normalen Entwicklung vorkommenden Anordnung zu veranlassen:

A. einer bogenförmigen Anordnung ähnlich der Plica semilunaris des Lig. interfoveolare Hesselbachi oder dem Crus inferius des Margo falciformis fasciae latae femoris.

B. eines Arcus tendineus unter dem Ansatz eines Muskels.

Zu diesem Zwecke wurden zunächst folgende Versuche angegeben:

Ad A ist 1) eine Fadenschlinge durch die Haut und Fascia zu legen, und die äußeren, weit voneinander austretenden Fadenenden

sind miteinander etwas gespannt zu verknüpfen, 2) eine Fadenschlinge unter der Haut in Dreiviertel eines Kreisbogens um subcutanes Bindegewebe zu legen und die äußeren Enden des Fadens sind miteinander zu verknüpfen.

Ad B ist ein dicker Faden oder Draht um Femur oder Humerus unter eine lange Muskelansatzstelle zu legen.

Bei einigen Tieren ist sogleich bis eine Stunde nach der Operation die Haut zu öffnen, um die rein mechanisch ordnende Wirkung des Eingriffes kennen zu lernen.

Die andern Tiere sind erst nach mehreren Wochen oder Monaten zu untersuchen. An dem alsdann erhobenen Befund sind die rein mechanischen Wirkungen in Gedanken auszusondern, um die danach neu hinzugekommene gestaltende Reaktion des Bindegewebes beurteilen zu können.«

Diesen Versuchen fügte ich einige eigne Versuche hinzu: 1) ein Faden wurde durch eine Wunde eines platten Muskels oder einer Aponeurose gespannt gehalten, um den Wundrand auf dem Faden hin- und hergleiten oder den Faden durch diese Wunde gleichsam hin- und herschieben und dadurch vielleicht am Wundrande etwa einen bogen- bzw. kreisförmigen Fasersaum von Bindegewebe entstehen zu lassen; diesem Zwecke gehören die Operationen 7, 9 und 10 an. 2) Mit einer Fadenschlinge, welche mit irgend einem unbeweglichen Körperteile fest verbunden ist, wurde ein Teil von Cutis untergehakt, um damit vielleicht durch den Hautzug gegen den Schlingenscheitel des Fadens an der Cutis ein Schlingengebilde ausbilden zu können; dazu gehört Operation 11. 3) an den platten Muskeln wurden, ohne Faden einzufügen, verschiedene Löcher von verschiedener Gestalt und Größe ausgeführt, um zu erkennen, welch ein Bildungsvorgang durch die eigne Muskeltätigkeit an dem Granulationsgewebe, das an dem bezüglichen Wundloche entstehen soll, vor sich gehe; dazu gehören alle Operationen der vierten Serie.

Nach der Prüfung der Ergebnisse dieser ganzen Versuche schlug Prof. Roux folgende weiteren Versuche vor:

I. Versuche mit rundem Loch im M. latissimus dorsi oder M. biceps femoris, ohne Faden einzufügen, aber mit elektrischer Reizung des Muskels, zwei- bis dreimal täglich mit dem Wechselstrom: a) bei Aufsetzung der Elektroden in der Faserrichtung beiderseits, also proximal und distal von dem ganz nahe dem distalen Rande befindlichen rundlichen Loch, b) mit Aufsetzen beider Elektroden proximal von dem gleich gelagerten Loch.

II. Versuche mit mehreren queren großen Spaltungen des Muskels proximal von dem am distalen Rande befindlichen rundlichen Loch, einmal um die Muskelkontraktionen durch die Verkleinerung der Muskelfasern möglichst gering zu machen, zweitens, um durch Durchschneidung der Nerven die Kontraktionen bei den distalen Muskelfaserstücken ganz aufzuheben und an den angrenzenden Spalten vielleicht eine andre Reaktion im neuen Bindegewebe der Stelle zu finden.

III. 1) Es soll nahe dem Ursprungsrande des Muskelfleisches im M. latissimus dorsi ein Querschnitt von $1^1/_2$—2 cm Länge und davon jederseits in der Faserrichtung ein Längsschnitt von erheblich großer Ausdehnung, 3—5 cm, angeschlossen werden.

2) Ähnlich wie Versuch 1, aber den Querschnitt $2-3^1/_2$ cm breit und außer den Längsschnitten am Rande noch ein oder zwei Längsspalten von gleicher Länge wie bei Versuch 1 im Lappen.

3) Es soll auch Versuch II mit solchen seitlichen Längsschnitten verbunden werden, hier um die Nerven sicherer zu durchtrennen.

4) Es soll ein schmaler (etwa 2 mm breiter) Längsausschnitt von 2—3 cm Länge aus dem M. latissimus dorsi bis nahe an die Ursprungssehne heran gemacht werden.

In Ausführung dieser letzteren Aufgaben habe ich die Operationen 30—44 vorgenommen.

Wenngleich die Arbeit auf dem Gebiet der Entwicklungsmechanik zur Zeit noch sehr jung ist, so hat doch die ursächliche Erforschung der Organisation, sei es eines ganzen Körpers, besonders im Anfangsstadium, oder sei es eines einzelnen Organs, sowohl in bezug auf dessen Entwicklung wie auch auf den funktionellen Aufbau mannigfache Bearbeitung und hervorragende Beachtung gefunden.

In bezug auf die funktionellen Gestaltungen aber wurden von den einzelnen Organen nur die Architekturen der Knochen und die Strukturen mancher bindegewebiger Gebilde zum Gegenstande genauerer Untersuchung genommen. Man hat sich, von den Knochen abgesehen, bisher darauf beschränkt, das Wesen der normalen funktionellen Baueinrichtung zu untersuchen. Bezüglich der bindegewebigen Organe wurde von den Chirurgen schon lange vermutet, daß mechanische Reize auf die Ausbildung derselben bedeutenden Einfluß ausüben können.

W. His hat bereits im Jahre 1865 in seinem Akademischen Programm über die Häute und Höhlen des Körpers die Abhängigkeit der embryonalen Bindegewebsentwicklung von äußeren mechanischen

Einwirkungen aber nur auf Grund von Beobachtungen der sichtbaren Formbildungen der normalen Entwicklung gefolgert.

Er spricht (loco cit. S. 27) die Ansicht aus, daß die Arten der Bindegewebsentwicklung selber von äußeren mechanischen Einwirkungen auf das Blastem abhängig sind. In dem Buch über die Körperform ('74, S. 128) sagt er darüber noch etwas weiter gehend: »Die parablastischen Anlagen machen nämlich nachweislich ein Stadium der Indifferenz durch, während dessen es durch äussere Umstände bestimmt wird, ob ihre Zellen zur Gefässbildung, zur Knorpelbildung oder zur Bindegewebsbildung Verwendung finden«, »Bindegewebe entsteht da, wo ungleichmässiger Druck oder Zug seitens der Nachbartheile auf die parablastischen Massen wirkt, Knorpel da, wo dies nicht der Fall ist.« Über die bindegewebigen Bildungen finden sich in der älteren Schrift ('65, S. 27—29) noch einige genauere Ausführungen. »Überall, wo das Bindegewebe einer dauernden oder einer oft wiederholten Zugwirkung ausgesetzt ist, da bildet sich ein fibröses Band, resp. eine Sehne, deren Faserrichtung mit der Zugrichtung zusammenfällt« usw. »Nach dieser Darstellung erzeugt sich der Muskel seine Sehnen sowohl als seine Fascien, d. h. er bestimmt das angrenzende Bindegewebe, sich zur Sehne oder Fascie umzuwandeln, so erzeugt sich der wachsende Knorpel sein Perichondrium, das Auge seine Kapsel und das Blutgefäss seine Scheide.« — »Daß wirklich das mechanische Moment das bedingende sei, das geht nicht allein daraus hervor, daß die betreffende Entwickelungsform, ihrer quantitativen Ausbildung nach der Grösse des mechanischen Momentes correspondirt, sondern daß auch überall die Verfolgung der Entwickelung das mechanische Moment als das frühere ausweist, und zugleich zeigt, wie mit verändertem mechanischem Moment auch der Effect sich ändert.«

Die Art der Wirkung denkt sich His folgendermaßen ('65, S. 28): »Es finde auf eine (NB. nach allen Richtungen hin zu gleichmässigem Wachsthum veranlagte, aus Zellen und gleichartiger Grundsubstanz gebildete) Gewebsmasse ein bleibender Zug statt, so wird dieselbe in der Richtung des Zuges geringere Dichtigkeit annehmen, als in den hierauf senkrechten Ebenen, und damit sind nun für die wachsenden (sowie für die allfällig wandernden) Zellen die Bedingungen für eine gleichmässige Ausbreitung gestört, es werden die Zellen leichter nach der Richtung des geringeren Widerstandes hin, d. h. also in der Längsrichtung auswachsen. Einer leicht constatirbaren Erfahrung zufolge haben nun aber die Zellen

wiederum einen bestimmenden Einfluss auf die Ausscheidung von Fasern aus der Grundsubstanz; wo also das Gewebe von längsgestreckten parallel gelagerten Zellen durchsetzt ist, da findet auch die Faserabscheidung in der von diesen vorgezeichneten Richtung statt, wir bekommen das Bild des Bandstreifens oder der Sehne.«

Hiernach würden also die Sehnen nicht direkt vererbt, sondern im Embryo durch Funktionierung der Muskeln neu erzeugt werden; ähnlich wie dies vor ihm L. Fick ('59) für die Gelenke angenommen hatte, die er durch die Muskelbewegungen entsprechend der Gruppierung dieser Muskeln geschliffen werden ließ. Dies wurde aber von A. Bernays ('78) auf Grund genauerer Beobachtungen, gleichfalls der normalen Entwicklung als der Hauptsache nach nicht richtig bezeichnet. L. Fick vertrat ebenso auch die Ansicht ('59), daß das Periost nur eine Knochensubstanz produzierende Eigenschaft besitze, daß aber die Form der Knochen ganz und allein von den äußeren gestaltenden mechanischen Einwirkungen auf das Periost und die von ihm produzierte Substanz bewirkt werde. »Der Knochen wird gebildet und bildet sich nicht selbst.«

In Abweichung von beiden Autoren hat W. Roux ('81) aus verschiedenen Gründen, z. B. weil die Kinder den Eltern durch die Klassen-, Gattungs- und Artmerkmale bis in rein personelle Charaktere hinein gleichen, gefolgert, daß die in typischer Weise bei den Nachkommen reproduzierten Merkmale der Eltern im Embryo mindestens soweit selbständig, das soll heißen ohne Beteiligung der funktionellen Anpassung, angelegt und ausgebildet werden müssen, daß die durch diese Anlagen bestimmten Funktionsweisen vermittels der gestaltenden Wirkung der Funktion die noch fehlenden Formencharaktere herstellen können. Deshalb nimmt er die oben erwähnten zwei ursächlich verschiedenen Perioden der Entwicklung an: eine »embryonale Periode« der selbständigen, das heißt also von der Funktionierung unabhängigen Anlage und der ev. selbständigen weiteren Ausbildung der Organe, und eine ihr folgende »funktionelle Periode« der weiteren Ausgestaltung des Angelegten durch Mitwirkung, schließlich durch alleinige Wirkung der funktionellen Anpassung ('81, S. 180; '85b, S. 3; '95, I. S. 348 uf., 804, 173, 544, II. S. 232, 281, 909). Im speziellen stützte sich Roux bei dieser Unterscheidung zugleich auf die älteren Beobachtungen von Alessandrini ('29) und besonders von E. H. Weber ('51), welche fast vergessenen Beobachtungen in letzter Zeit auch von andern Autoren: E. Neumann, D. Barfurth u. a., wieder zu wichtigen Folgerungen verwertet worden sind.

E. H. WEBER fand an Föten, daß beim primären Fehlen z. B. der hinteren Hälfte des Rückenmarks zwar auch die Muskeln fehlten, daß aber die Skeletteile des Beckens und Beines (abgesehen vom Fehlen der Gelenke!) ziemlich normal angelegt waren, und daß auch die Sehnen der fehlenden Muskeln vorhanden waren. ROUX vermehrte dieses Beweismaterial von »Selbstdifferenzierung« durch den Hinweis auf das Vorkommen von annähernd normal angelegten Organen in Epignathis, Sacraltumoren, Ovarialcystomen, Amorphis, Acephalis und pendelnd anhängenden überzähligen Fingern ('85 a, S. 480 u. 503 oder '95, II. S. 205 u. 231, siehe auch »Selbstdifferenzierung« im Sachregister zu '95, Bd. II).

Der wirkliche Anteil der funktionellen Anpassung an der typischen Ausbildung der Gewebe und Organe kann nach ROUX nur durch experimentelle Einzeluntersuchungen einschließlich der genaueren Untersuchung und Verwertung der eben erwähnten Mißbildungen, welche gleichsam »Naturexperimente« darstellen, ermittelt werden ('89, '94). Doch können bei vielen embryonalen Variationen von Muskeln oder Skeletteilen die zugehörigen Sehnen, Bänder und Gelenkkapseln nach ROUX gleich in dazu passender Weise durch funktionelle Anpassung ausgebildet werden, und ähnliches kann teilweise auch nach Substanzverlusten geschehen.

Auf diese Weise wird bereits in der Schrift über den »Kampf der Theile im Organismus« die Entstehung der funktionellen Harmonie sowohl bei der typischen Gestaltung wie auch bei Variationen von Organen abgeleitet, und später ('83) wurde so die Phylogenese der überaus komplizierten, der Funktion aufs höchste angepaßten Struktur der Schwanzflosse des Delphin von ihm erklärt.

Statt der noch etwas unbestimmt charakterisierten differenzierenden äußeren Einwirkungen von HIS auf die noch indifferenten Gewebe setzt ROUX dabei ganz bestimmt und allgemein die funktionellen Reize als die in typischer Weise gestaltenden Reize ein. Es wird aber von ihm nicht in Abrede gestellt, daß auch andre Reize gestaltend wirken können; nur entstehen, sofern sie atypisch sind, durch ihre Einwirkung keine typischen und keine neuen Verhältnissen harmonisch angepaßten, »funktionellen« Strukturen und keine funktionellen äußeren Gestaltungen. Die funktionellen Reize der Gewebe der verschiedenen Bindesubstanzen definiert ROUX zugleich schärfer und leitet aus ihrer Einwirkung auch, aber in andrer Weise wie HIS eine Möglichkeit der Ausbildung der verschiedenen Bindesubstanzen aus einfachen oder vermengten Blastemen ab.

Um letzteren Fall zuerst zu erwähnen, so sagt ROUX ('85a, S. 500 oder '95, Bd. II S. 227 u. f.): »Zum Beispiel könnten an Stellen, wo öfters Zug einwirkt, von verschiedenen, daselbst befindlichen [NB. zur Abscheidung von verschiedenen Intercellularsubstanzen, so des Bindegewebes, Knorpels, Knochens disponirten] Zellen, vielleicht bloß solche sich zu erhalten vermögen, welche sich durch Bildung zugfester Substanz, also faserigen Bindegewebes, gegen diese Einwirkung zu schützen vermögen; während da, wo neben Druck und Zug auch starke Verschiebung der Substanzschichten gegen einander stattfindet, bloß Zellen übrig bleiben, welche durch Bildung von Knorpelgrundsubstanz als des geeigneten Mittels, sich dagegen genügend zu schützen im Stande sind. Noch empfindlichere Zellen können sich durch Bildung starrer Intercellularsubstanz, von Knochengrundsubstanz, Ruhe verschaffen [NB. sofern sie dazu geeignet sind]; dies aber nur an Stellen, wo sich bereits die für die Bildung dieser Substanz nöthigen Vorbedingungen: ein gewisser Schutz vor Abscheerung bei Wirkung reinen Druckes oder des Wechsels von reinem Druck und Zug vorfinden. So könnte an Stellen vermischten Muttergewebes doch ein gleichartig differenzirtes Gewebe entstehen; und dasselbe würde sich nach der Theorie von der funktionellen Anpassung zugleich zu der zweckmäßigsten, das heißt der Localisation dieser Beanspruchung vollkommen entsprechenden ‚funktionellen' Gestalt formen, denn die Entstehungsbedingung des Gewebes würde die specifische Einwirkung sein, welcher Widerstand zu leisten zugleich die specifische Function dieser Gewebe ist.«

»Dieselbe Structur kann entstehen, wenn statt vermengten Blastemen noch ein gemeinsames Urblastem vorhanden ist, welches schon durchweg die Eigenschaft mitbrachte, auf die geschilderten specifischen Einwirkungen hin diese specifischen Gewebe hervorgehen zu lassen. Und es ist dabei unwesentlich, ob die specifische Intercellularsubstanz von den Zellen aus gebildet wird oder direct in der Intercellularsubstanz des Urblastems in Folge des Reizes sich bildet. Auch die nothwendige Reihenfolge des Auftretens der Bindesubstanzen bleibt dabei dieselbe.

»Ein noch halb flüssiges Gewebe kann weder rein auf Zug, noch rein auf Druck in Anspruch genommen werden; denn die weiche Substanz wird bei den Einwirkungen nachgeben, und es wird starke Verschiebung benachbarter Substanzschichten gegen einander, Abscheerung, eintreten. Jede Einwirkung wird sich dabei in unendlich

viele Beanspruchungsrichtungen zerlegen. Es muss daher bei Zugeinwirkung zunächst ein faseriges Gewebe mit verwirrten Fasern in dem weichen Grundgewebe entstehen; und nur bei von Anfang an immer derselben Zugrichtung und schon geeigneterer Beschaffenheit des Urblastems zur faserigen Bindegewebsbildung konnte relativ früh ein mit seinen Fasern rein in der directen Zugrichtung als der Richtung stärkster Beanspruchung gelegenes specifisches Gewebe sich bilden« ('85a, S. 502, od. '95, II. S. 230).

In der Arbeit über die Delphinflosse ('83, S. 139—148 oder '95, I. S. 544—556) wird im einzelnen dargetan, daß mit Rouxs elementarer Annahme, daß der funktionelle Reiz des Bindegewebes: direkter Zug oder in Zug sich umsetzender Druck (der NB. rechtwinkelig zum Druck orientiert ist) zugleich trophisch wirkt, also hier Bindegewebsbildung in der Zugrichtung bewirkt, bei in gleicher Weise wiederkehrenden Zugwirkungen eine diesen Wirkungen in hohem Maße angepaßte Struktur hergestellt werden kann. Die Feinheit dieser Anpassung hängt von der Kleinheit der letzten noch direkt in dieser Weise trophisch angeregten, also assimilations-, wachstums- und differenzierungsfähigen Gewebselemente[1]) ab ('83, S. 142; '95, I. S. 548, II. S. 222). Je kleiner diese Teile sind, eine um so feinere und feiner angepaßte Struktur kann aus ihnen auf diese Weise hergestellt werden.

Da die spezifisch fungierenden Teile des Bindegewebes, wie des Knochen- und Knorpelgewebes, der Epidermis, ja wohl selbst des Muskelgewebes, von einer Matrix aus gebildet werden, so kann der funktionelle Reiz einmal die Matrix der fungierenden Teile, die Zellen (resp. Zellkerne, wie vielleicht auch die fungierenden Teile, hier die Intercellularsubstanzen, selber in unserm Sinne trophisch, also Differenzierung und Wachstum anregend, beeinflussen ('83, S. 143 oder '95, I. S. 548; '81, S. 187 oder '95, I. S. 356; '85a, S. 489 oder '95, II. S. 215 und '02, S. 647).

Welches die kleinsten in dieser Weise trophisch erregbaren Teile beim Bindegewebe sind, ist noch nicht ausreichend bekannt. Wir können zur Zeit nur mit Roux vermuten, daß Bindegewebsfasern außer von den Bindegewebszellen aus auch noch von ihrer ursprünglich vorhandenen indifferenten Intercellularsubstanz aus gebildet

[1]) Also nicht von der Kleinheit der physikalischen Molekel, wie es Roux öfter irrtümlich unterstellt wird. obschon es nicht passend wäre, sondern der »lebenstätigen Molekel«, d. h. der kleinsten noch assimilierenden, wachsenden und sich vermehrenden Teile (s. »Kampf der Theile«, '95, I. S. 231).



werden können. Er hält außerdem für möglich, daß mindestens zur Bildung nicht schon typisch vorbestimmter, also nicht in Periode I seiner Einteilung gehöriger Bindegewebsfibrillen, von außen her erzeugte Zugspannung »nötig« ist, und nimmt, wie wir sahen, an, daß solche Einwirkung die Fibrillenbildung wenigstens anregt und steigert und ihre Richtung in die Zugrichtung lenkt, wohl aber auch Fibrillenbildung in dem dazu geeigneten Blastem direkt veranlassen kann.

V. v. Ebner hat sich dieser Auffassung auf Grund eingehenden Studiums der normalen Bildung der Chordascheide angeschlossen und sie zugleich etwas weiter begründet.

Er fand ('96, S. 512), daß die ersten Bindegewebsfibrillen der Chordascheide in direktem Kontakt mit den Epithelzellen der Chorda entstehen, daß danach aber auch in meßbarem Abstande von diesen Zellen weitere Fasern gebildet werden. Die Fasern wachsen dann noch nachträglich in die Länge und neue Fasern werden zwischen den alten gebildet. v. Ebner hatte früher schon experimentell erwiesen ('82), daß fibrilläre Strukturen künstlich erzeugt werden können, wenn man colloide Substanzen, wie Eiweiß, Gummi, Schleim, tierischen Leim, unter orientiertem Zug in Alkohol zum Erstarren bringt, was die Möglichkeit der Bildung von Fibrillen durch Zug auch in der lebenden Substanz schon etwas näher legt. Er nimmt daher an, daß die Epithelzellen der Chordascheide eine noch nicht fibrillär differenzierte, colloidale, leimgebende Substanz abscheiden, welche dann unter dem Einfluß orientierter Zug- und Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen werde ('96, S. 514). Er läßt also die leimgebende Substanz nach Roux durch vererbte Selbstdifferenzierung der Zellen entstehen, die fibrilläre Struktur in dieser dann durch funktionelle Einwirkung gebildet werden. Aber auch er empfindet, daß er damit noch nicht alles erklären kann, nämlich bei seinem Objekte »die allmähliche Umbildung der (ursprünglich rein zirkulären) Faserscheide in ein System von drei Faserschichten mit welligem Verlaufe und abwechselnd entgegengesetzter Richtung der Fasern«. Er äußert dazu die »Vermutung, daß diese sekundäre Faserverschiebung auf ungleiche Wachstumsvorgänge in den die Chorda umgebenden Organsystemen, insbesondere des Zentralnervensystems, der Muskeln usw., welche ihrerseits wieder das Wachstum der skelettbildenden Teile und die Chorda selbst beeinflussen, zurückzuführen sei«. Dieses Geschehen rechnet er im Gegensatz zu der Bildung der leimgebenden

Substanz durch Selbstdifferenzierung der Epithelzellen mit Recht zur korrelativen oder abhängigen Differenzierung Rouxs. Letztere gehört aber in diesem Falle zu Rouxs erster embryonaler Bildungsperiode, denn es liegt hierbei (wenn nicht ganz, so doch mindestens der Hauptsache nach) Gestaltung aus vererbten Gestaltungsmechanismen vor. Es wäre, wie Herr Prof. Roux mir gegenüber äußerte, in der Tat denkbar, daß bei diesen Wachstumswirkungen abwechselnd verschieden gerichtete Zugspannungen entstehen, welche auf die oben erwähnte Weise Fasern bildend wirken und so zur Ausbildung der verschieden gerichteten Fasersysteme mit beitragen. Jedenfalls ist auch hier wieder das Genauere und besonders das Sichere erst auf experimentellem Wege zu erforschen (siehe Roux, '81, S. 52, '85a, S. 498 u. 403 oder '95, I. S. 204 u. f., '95, II. S. 32 u. 225—231).

Mit der somit immer wieder als nötig erkannten und verbliebenen experimentellen Prüfung der ursächlichen Fragen hat zunächst darüber, ob durch Zug Bindegewebsbildung in der Zugrichtung veranlaßt werden könne, auf Anregung Rouxs zunächst Oscar Levy begonnen. Seine der Anatomenversammlung zu Halle im Jahre 1902 vorgetragenen Resultate ('02b, S. 58) waren noch nicht voll beweisend. Sie deuteten aber selber in der vorsichtigen Fassung, die Roux ihnen daselbst gab ('02, S. 63), doch deutlich darauf hin, daß durch den auf ein junges bindegewebiges Blastem ausgeübten Zug dasselbe zur Ausbildung von Fasern in der Zugrichtung angeregt werden kann, selbst wenn diese Zugrichtung stark von denjenigen Richtungen abweicht, in denen dies Blastem ohne diesen Zug zufolge der Wirkungen von Periode I durch Regeneration neue Fasern bilden würde.

Die Beobachtung Levys ('02b) besteht im wesentlichen darin, daß er auf das zwischen den Enden einer durchtrennten Achillessehne eines Kaninchens und nach Exstirpation des zugehörigen Muskels ausgebildete Granulationsgewebe, noch während sich dessen Zellen in indifferentem Zustande befanden, einen zur Faserrichtung der Sehne annähernd rechtwinkelig gerichteten Zug ausübte. Er fand, daß danach Bindegewebszellen und Fasern in Richtung dieses Zuges sich entwickelten. Von letzteren Fasern war jedoch nur ein Teil an den Faden angeschlossen, während ein andrer Teil von eingestülpter Fascie ausging.

Meine Aufgabe beruht auf der gleichen Voraussetzung wie die Untersuchung Levys; aber ihr Ziel ist ein etwas andres, insofern nicht die elementare Ursache der Bildung und Richtung des Bindegewebes im einzelnen verfolgt, sondern die Gestaltung eines neuen,

bestimmt strukturierten bindegewebigen Gebildes künstlich hervorgebracht werden soll. Also hat meine Untersuchung mehr eine spezielle Bedeutung. Bisher gab es jedoch, soviel ich weiß, keine dergleichen Untersuchung. Äußerlich ähnlich scheinen jene chirurgischen Operationen, die den Ersatz eines Sehnendefektes zum Gegenstande haben; sie fallen aber in das Gebiet der Regeneration und sind von LEVY besprochen. Diese letztere gestaltet jedoch der Hauptsache nach in typischer, entsprechend ROUXS Periode I vollkommen im Organismus selber beruhender vererbter Weise, während wir erforschen wollen, ob es möglich ist, den Organismus durch äußere Einwirkung zur Bildung einer an Ort und Stelle ihm selber fremden, von uns gewollten Struktur zu veranlassen. Hierüber fehlt es, von LEVYS Arbeit abgesehen, vollkommen an Vorarbeiten. Da solche Erfahrungen für die allgemeinen Fragen der funktionellen Anpassung überhaupt eine nicht geringe Bedeutung haben, so möchte ich meine Arbeit später möglichst auch auf andre Formationen des Bindegewebes ausdehnen und dadurch unsre Kenntnis über künstliche Ausbildungen von Strukturen sich vervollkommnen lassen. Die vorliegende Mitteilung ist daher nur ein erster Beitrag aus einer Reihe von zukünftigen diesbezüglichen Untersuchungen.

Material und Methode.

Ich nahm als Untersuchungsmaterial für meine diesmalige Arbeit nur Kaninchen, weil die Haut dieses Tieres recht dünn ist und die Operation an ihm sich viel genauer als an den andern Haustieren ausführen läßt. Ich sezierte vorher eine Anzahl von diesen Tieren, um zweckmäßige Operationsstellen aufzufinden. Dabei erwies sich für die Kategorie A erster Aufgabe, d. h. zur Ausbildung des Margo falciformis in einer Fascie, die Lendengegend und außerdem auch die laterale Seite des Oberschenkels als geeignet. In der ersteren Gegend findet man ohne weiteres unter dem Hautmuskel die Fascia lumbo-dorsalis, die zur Operation breit genug ist. In der letzteren Gegend findet sich auch gleich unter der Haut die dünne Fascia femoralis, und es gibt hier keinen Hautmuskel. Für die Kategorie B, also zur Ausbildung des Arcus tendineus unter einem Muskel, wählte ich den Oberschenkel aus, denn man findet an der lateralen Seite desselben eine zweckmäßige Stelle, wo man zwischen dem M. biceps fem. und dem Vastus lat. die laterale Kante des Femur gleich unter der Fascia und von hier aus den unserm Zwecke entsprechenden

Ansatz des M. adductor leicht erreichen kann[1]). Im Oberarm findet sich eine gleiche Stelle, aber ich gebrauchte diese nicht, weil hier die Nerven und die Blutgefäße viel näher am Knochen liegen.

Die bloße Einlegung und Knüpfung des Fadens bewirkte, wie die bald nach der Operation vorgenommene Besichtigung zeigte, an sich keine Bogenbildung, also die rein mechanische Wirkung der Operation war nicht imstande, die schon vorhandenen Bindegewebsfasern in Bogenform umzuordnen.

Wie es sich von selbst versteht, ist vor allem der konstante mechanische Reiz unentbehrlich, um durch ihn die Ausbildung der verlangten Anordnung der Gewebselemente veranlassen zu können. Es ist aber eine sehr schwierige, ja fast unmögliche Sache, wenn man selber einen solchen Reiz künstlich ausführen will. Also muß dies in zweckmäßiger Weise durch die eignen Körperbewegungen des Tieres bewirkt werden. Ich betrachtete daher auch an den lebenden Tieren genau die Richtung der Hautverschiebung, die bei den Körperbewegungen des Tieres und bei den durch mechanischen Reiz hervorgerufenen reflektorischen Kontraktionen des Hautmuskels stattfand, um mich der Hautbewegung für den beabsichtigten Reiz bedienen zu können. Dabei ergab sich folgendes: In der Lendengegend findet die Hautverschiebung immer in der Längsrichtung statt, d. h. nach der Faserrichtung des Hautmuskels, der daselbst von der Schultergegend aus nach unten stark divergierend sowohl nach lateraler wie nach dorsaler Seite verläuft. Bei der reflektorischen Kontraktion zieht sich die Haut auch immer nach oben. Aber man muß daran denken, daß die Haut, wenngleich sie immer nach oben gezogen wird, nach dem Aufhören der Muskelkontraktion wieder nach unten zurückgezogen wird. Infolgedessen kann man sich der Hautverschiebung zum mechanischen Reiz, welcher sowohl nach oben als auch nach unten einwirkt, bedienen.

Ferner versuchte ich meine Operationen auch an den platten Muskeln, z. B. dem M. latissimus dorsi, dem distalen dünneren Teile des M. biceps femoris oder dem M. cucullaris, um zu beobachten, welche Veränderungen an dem Granulationsgewebe, das sich in der Schnittwunde des betreffenden Muskels bilden wird, durch die eigne Muskelkontraktion oder gleichfalls durch einen künstlich gegebenen mechanischen Zug vor sich gehen.

Da in dem Zwecke der ersten Aufgabe meiner Arbeit zunächst

[1]) Ich habe die Muskelbenennungen alle von KRAUSE, '84, entsprechend dem am Ende stehenden literarischen Verzeichnisse, entnommen.

die Ausbildung der Bogenfasern in einer Fascie im Vordergrund steht, so ist es für mich auch sehr notwendig, die Kraftmomente, durch welche die Bogenfasern vielleicht ausgebildet werden können, in Betracht zu ziehen. Wir können sie auf vier Kategorien zurückführen: 1) direkten Zug, 2) Gegenzug, 3) direkten Druck und 4) Gegendruck. Gegenzug werde derjenige genannt, mit welchem, sei es durch eigne Kontraktion eines Muskels oder durch bloß passive Spannung, ein Gewebe auf einen ihn treffenden Zug reagiert; er ist also ein reaktorischer Zug. Unter Gegendruck versteht man denjenigen Druck, welcher durch den Druck des Gewebes gegen einen widerstandsfähigen Gegenstand von selbst entsteht. Im lebenden Körper werden mindestens zwei, oft aber auch mehrere von diesen vier Momenten kombiniert wirken. Wenn man z. B. auf ein sich kontrahierendes oder gespanntes Gewebe oder auf ein solches, das durch irgend eine andre Kraft in passiver Weise gezogen oder gedrückt wird, einen direkten Zug oder Druck ausüben läßt, so findet sogleich in dem Gewebe ein Gegenzug statt. Hierbei muß man auch annehmen, daß Zug und Druck miteinander koexistieren, z. B. ein auf einen mittleren Punkt eines gespannten Gewebsrandes einwirkender Druck pflanzt sich zugleich nach den beiden Seiten hin als Zug fort; also ist hier der von Roux schon als zweite Art des funktionellen Bindegewebsreizes bezeichneter, »durch Umsetzung von Druck entstandener Zug« vorhanden.

Es ist nicht überflüssig, hier einige bindegewebige Bogengebilde, welche in unserm Körper vorhanden sind, zu beschreiben, und zwar wurden die hier in Rede stehenden hauptsächlich aus den im Seziersaale des anatomischen Instituts zu Halle gerade zur Beobachtung gelangenden Materialien entnommen.

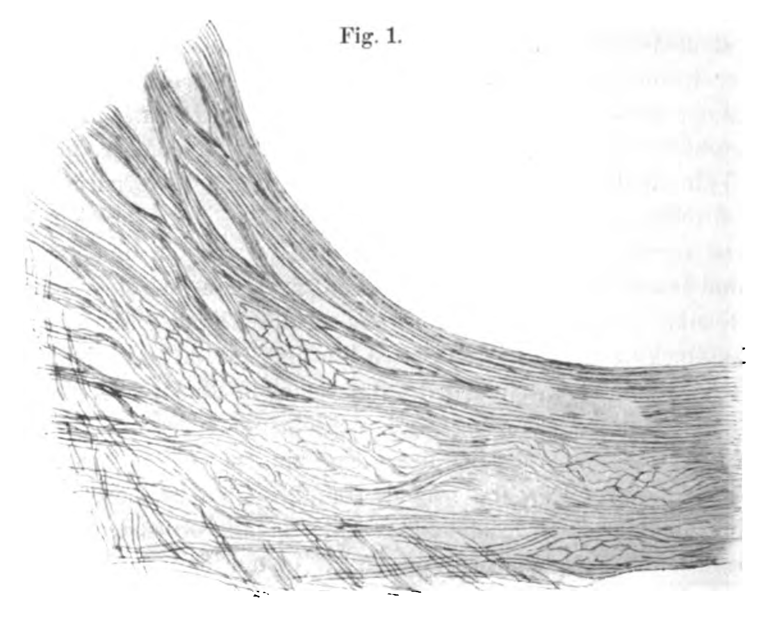
Von dem Margo falciformis fasciae latae femoris, der für diese Aufgabe zunächst in Betracht kommen soll, ist bekanntlich das Crus superius desselben in bezug auf seine Größe und Gestalt sehr unbeständig und vermischt sich manchmal auch unerkennbar in die sog. Lamina cribrosa, so daß man daher häufig die Lamina durch Messer in beliebiger Weise wegschaffen muß, um das obere Crus (Oberhorn des Processus falciformis) zu demonstrieren. Dagegen ist das Crus inferius des Proc. falciformis unter der Durchtrittsstelle der Vena saphena magna durch die Fascie stets deutlich vorhanden. Prof. Roux ging bei der Stellung des ersten Themas von der Vermutung aus, daß dieser gebogene Faserzug sowie der die Plica semilunaris des Lig. interfoveolare Hesselbachi darstellende Bindegewebszug durch den in Zug sich umsetzenden Druck der an der Stelle durch-

tretenden und winkelig umbiegenden Gebilde (also der Vena saph. magn. resp. des Vas deferens) entstünde. Diese Vermutung sollte wenigstens auf ihre reale Möglichkeit, noch nicht auf ihre Richtigkeit durch das mir aufgegebene Experiment geprüft werden.

Unter dem Mikroskop sieht man, daß das Crus infer. marg. falcif. aus dem freien Rande desselben parallel gestellten, wohl die Zugrichtung andeutenden Faserbündeln besteht (Textfig. 1).

Lig. interfoveolare Hesselbachi nennt man dasjenige Gebilde der Fascia transversalis abdominis, welches am unteren Teile innerer Fläche

Fig. 1.

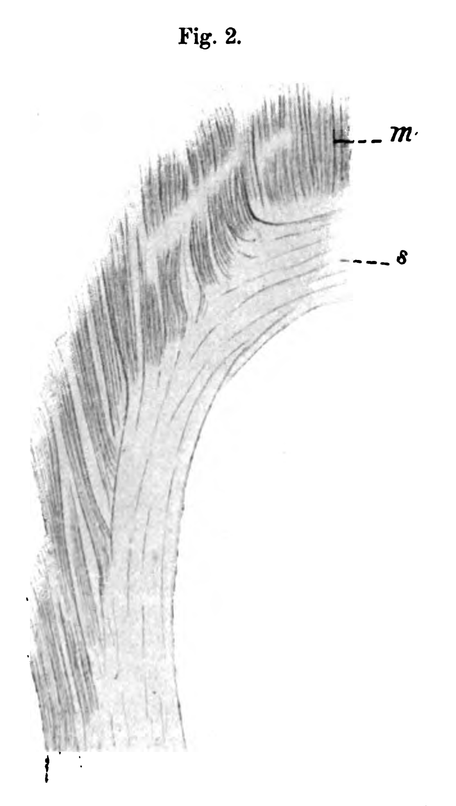


Flächenschnitt aus dem rechten Margo falciformis fasciae latae fem. eines Mannes, schwache Vergrößerung.

der Bauchwand, die Fovea inguinalis medialis und lateralis des Bauchfells an seiner äußeren Fläche abgrenzend, eine mit dem konkaven Freirande nach lateral oben gerichtete halbmondförmige geringe Verdichtung der Fascie darstellt und damit den medial unteren Umfang des inneren Leistenrings bildet. Die konstruierenden Fasern der Verdichtung inserieren sich am unteren Teile derselben mehr oder weniger im Poupartschen Band. Infolgedessen hat man dieses Gebilde in zwei Abteilungen geteilt: ein aufsteigender medialer Teil (innerer Schenkel des inneren Leistenrings Hesselbach, Lig. inguinale int. mediale Henle) und ein fast horizontal nach außen verlaufender lateraler Teil (äußerer Schenkel des inneren Leistenrings Hesselbach,

Lig. ing. int. lat. HENLE; s. '71). Der Samenstrang tritt immer da, wo diese beiden Teile ineinander übergehen, in den inneren Leistenring hinein, und zwar kommt das Vas deferens um die Stelle herum ins Becken herunter. Beim Weibe ist dieses Gebilde, dem kleineren fast nur aus dem Lig. rotundum uteri bestehenden Samenstrange entsprechend, bedeutend schwächer als beim Manne, indem dies bald eine schmale Schlinge, bald auch einen wie beim Manne, aber viel kleineren Bogen darstellt und mit deren mittleren Teilen immer das Lig. rotundum uteri von unten her stützt.

Fig. 2.



Frontalschnitt des Hiatus aorticus des Zwerchfells eines Mannes, eine Hälfte, schwache Vergrößerung. *m* Muskelfasern, *s* Sehnenbogen.

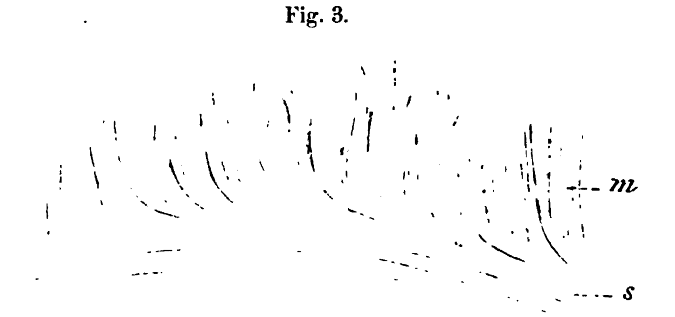
Wenn man die sog. **Fascienschlitze**, welche die Hautnerven und Hautvenen durchlassen, prüft, so bemerkt man alsbald, daß die Bogenfasern, die den Schlitz umgeben, immer am oberen bzw. vorderen (im Falle, wo sich der Schlitz zu einem Kanal verlängert hat, muß man anstatt des oberen den vorderen Rand nennen) Rande des Schlitzes, auf den überhaupt der Druck, der Zug oder der Gegendruck einwirkt, immer stärker entwickelt sind, wie z. B. der Schlitz für die Vena basilica und den Nervus cutaneus medius im Oberarme und der für den N. peroneus superficialis im Unterschenkel zeigen.

In der Kniekehle, da wo Vena poplitea und Nervus tibialis in die Tiefe hinabsteigen, sieht man am oberen Rande des M. soleus einen starken, über die Gefäße und den Nerven hinübergespannten Sehnenbogen. Am Zwerchfell besteht der vordere Rand des Hiatus aorticus, gegen den die vordere Wand der Aorta bei der Pulsation stark stößt, nur aus Querbogenfasern, während die beiden Wirbelschenkel, die besonders dem starken Muskelzug ausgesetzt sind, ganz und gar aus Längsbündeln bestehen (Textfig. 2). Hierzu gehört auch

der Adductorenschlitz, durch den die A. und V. femoralis hindurchtreten. Hier geht der Sehnenbogen, welcher die Gefäße nach der Kniekehle durchläßt, mit seinem hinteren Zipfel in die starke Endsehne des Adductor über, während er mit seinem vorderen Ende am Femur angeheftet ist. Also bildet er wohl gleichsam eine Hälfte des Hiatus aorticus des Zwerchfells. Dabei sieht man aber auch in manchen Fällen, daß sich der Bogen als eine rings umzogene Öffnung zeigt, indem er sich mit dem hinteren Ende um die Gefäße herum wieder an den Knochen anheftet.

Ich erwähne hier noch einen anomalen Fall. Der N. medianus und die A. brachialis steigen durch die Ansatzstelle des M. coracobrachialis hinab. Dadurch ist ein Sehnenbogen gebildet, welcher

Fig. 3.



Frontalschnitt des lateralen Wirbelschenkels des Zwerchfells eines Mannes, schwache Vergrößerung. *m* Muskelfasern. *s* Sehne.

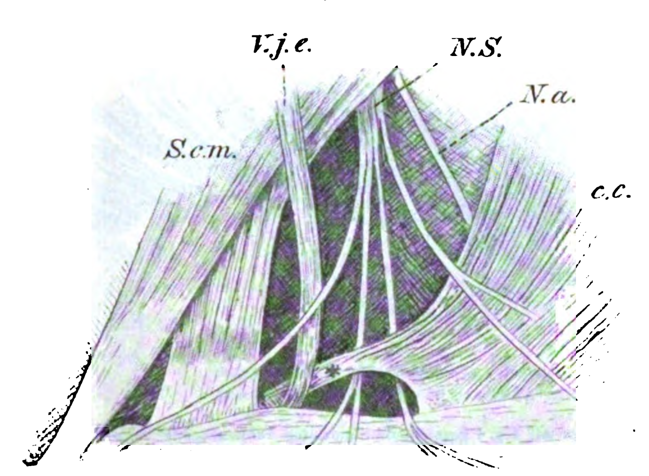
von dem obersten Ansatzpunkte des Muskels am Humerus aus über diese Gebilde (Nerven und Arteria) weit nach unten sich ausdehnt, am Lig. intermusculare mediale sich zu inserieren. Nicht selten findet auch ohne solchen Durchtritt von so wichtigen Organen an diesem Muskel die Ausbildung eines langen Sehnenbogens statt, welcher vom Tuberculum minus des Humerus bis zum unteren Ende des Muskels gespannt ist und für die Endsehne des M. latissimus dorsi und die Art. circumflexa humeri ant. den Weg bahnt. Die oberen kürzeren Fasern des Muskels setzen sich hintereinander schief an den Bogen an, bis endlich die längeren medialen Fasern die für sie bestimmte Ansatzstelle am Knochen erreicht haben.

Ich habe auch einen sehr ähnlichen Sehnenbogen am medialen Rande des Schulterblattes gesehen. Es befand sich nämlich für den Ansatz des M. rhomboidalis major ein langer, vom unteren Winkel des Schulterblattes bis zum medial-oberen Winkel desselben gespannter Sehnenstreifen, und aus dem oberen Teile desselben teilte sich

ein Faserbündel ab, welches beinahe in der Mittelhöhe des Knochenrandes sich inserierte, so daß es daher zwei Portionen zeigte. Dieses Gebilde war für Durchtreten der Zweige der Arteria transversa colli bestimmt, während sie selbst dem Knochenrande entlang unter dem Muskel verläuft.

Auch da, wo ein Muskel unter dem Ursprung oder Ansatz eines andern liegt, findet sich bekanntlich fast immer ein Sehnenbogen, wie dies z. B. am Ursprung des lateralen Wirbelschenkels des Zwerchfells der Fall ist (Textfig. 3). Ich habe aber einen dergleichen anomalen Sehnenbogen am unteren oberflächlichen Ursprung des M. pectoralis major gesehen. Dieser Muskel nahm nämlich seinen unteren

Fig. 4.



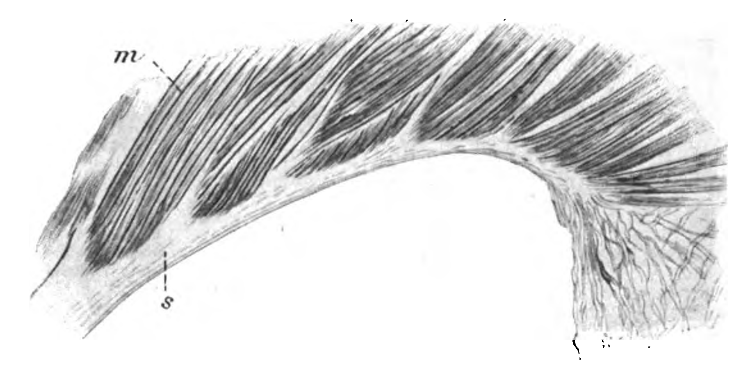
Anomaler Sehnenbogen * am Ansatz des M. cucullaris am Schlüsselbein.
V.j.e. Vena jugul. ext., *S.c.m.* M. sterno-cleido-mastoideus, *c.c.* M. cucullaris, *N.a.* N. accessorius, *N.S.* Nn. supraclaviculares.

Ursprung anomal weiter von der Rectusscheide ein, und dafür befand sich ein mit der konvexen Seite nach unten gerichteter, vom unteren Ende des Brustbeins aus nach lateral bis zum vorderen Ende der fünften Rippen über den M. rectus abdominis hin gespannter Sehnenbogen. In diesen beiden Beispielen muß die Kontraktionsspannung des Muskels, über den der Bogen hinübergespannt ist, bei der Ausbildung des Bogengebildes die Hauptrolle spielen. Dabei sieht man auch, wie Textfig. 3 zeigt, daß da, wo sich die Muskelfasern ansetzen, die Sehnenfasern, die Zugrichtung derselben andeutend, zu den Faser- resp. Faserbündelenden des Muskels sich hinziehen.

Ferner hat man ein schönes Beispiel auch an einem anomalen

Sehnenbogen, der sich mitunter an einem sich anomal weit vorwärts erstreckenden Clavicularansatz des M. cucullaris findet. Drei solche Fälle traten mir auf dem Seziersaale zu Halle entgegen. Der erste Fall entsprach dem von HENLE nach GRUBER beschriebenen ('71, Bd. I); es befand sich nämlich unter dem Bogen ein Weg, durch den einerseits Nervi supraclaviculares heraustraten und anderseits die Vena jugularis ext. sich in die Tiefe senkte (Textfig. 4). Hier fand sich ein starker Sehnenbogen, der gerade gegenüber dem Clavicularansatz des M. sterno cleidomastoideus von der hinteren Fläche des Schlüsselbeins nach hinten beinahe zum mittleren Punkte derselben Fläche hinübergespannt war. Da die Muskelbündel des vorderen Randes des Cucullaris ohne weiteres ins vordere Ende des Sehnenbogens

Fig. 5.



Frontalschnitt des mit Fig. 4 gezeichneten anomalen Sehnenbogens, schwache Vergrößerung. *m* Muskelfaser, *s* Sehne.

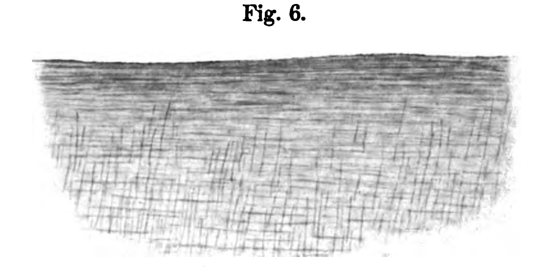
übergingen, so entwickelte sich der Bogen an diesem Ende am stärksten, während von hier aus nach dem hinteren Ende zu durch allmähliches Absenden der Faserbündel zwischen den Muskelfasern die Stärke nach und nach abnahm (Textfig. 5). In unsrer Fig. 23 auf Taf. XXI, welche obiges Bild bei stärkerer Vergrößerung zeigt, sieht man, daß am lateralen Ende des Sehnenbogens, da wo er nach unten umbiegt und nicht mehr den Ansatz der Muskelfaser aufnimmt, der Bogenfaserzug sich zerfasert und in lockeres Gewebe übergeht. Also muß man annehmen, daß dieser Sehnenbogen überhaupt durch den eignen Muskelzug und den Druck, den wahrscheinlich die Spannungen der durchtretenden Organe (Nerven und Vena) ausgeübt haben, gebildet worden ist.

Der zweite Fall zeichnet sich dadurch aus, daß außer dem starken Sehnenbogen, welcher wie bei dem ersten Falle für den

Durchgang der V. jugul. ext. und des Nervenastes bestimmt ist, aus der oberflächlichen Schicht des Muskels zwei dünne Blätter, die über dem Schlüsselbein hinabsteigen und mit einer dünnen Fascie an die Fascia pectoralis sich anheften, abgeteilt sind. Durch diese anhaftende Stelle tritt je ein kleiner Ast der Nn. supraclaviculares gegen die Haut der Thoraxwand und es bildet sich dazu ein mit Bogenfasern versehener Freirand, durch den der Nervenast von oben her umgeben ist. Im dritten Falle, welcher auch von HENLE beschrieben ist, trat nur ein Ast desselben Nerven durch einen kleinen Schlitz, wobei das daselbst befindliche Bogengebilde viel schwächer ist als das in den andern Fällen entwickelte.

Ich habe auch einige Freiränder des Bauchfells und Stränge desselben, welche häufig durch eine pathologische Verwachsung irgendwo zwischen den Bauchorganen oder zwischen den visceralen und parietalen Platten desselben sich bilden, mikroskopiert. Der Strang besteht immer aus von der Basis nach der Spitze desselben konvergierenden Fibrillen, woraus man wohl auf das Zugverhältnis der Bildungsmechanik schließen kann. Derjenige Freirand der Bauchfellfalte, welcher zwischen den Organen oder zwischen den beweglichen Lappen eines Organs gespannt und dadurch stets einem Zuge ausgesetzt ist, besteht auch ganz und gar aus dicht aufeinander gedrängten, zum Rande parallel gelagerten Fibrillen, während die Falte selbst nach dem proximalen Teile hin nach und nach sich verdünnt und zur Zugrichtung quer liegende Fibrillen allmählich zunehmen (s. Textfig. 6).

Fig. 6.



Durchschnitt des Freirandes einer zwischen den Leberlappen gespannten Bauchfellfalte des Menschen, schwache Vergrößerung.

Die vorher auseinandergesetzten Beobachtungen veranlaßten mich, meine Operation zur ersten Aufgabe etwas zu modifizieren und in folgender Weise auszuführen: 1) Durch eine Fascie oder einen platten Muskel einen Faden, welcher mit irgend einem beweglichen Körperteile, besonders mit der Haut verbunden wird, zu legen, wobei ein konstanter mechanischer Reiz an der Fascien- oder Muskelwunde ausgeübt werden kann. 2) Durch eine Fascie oder einen

platten Muskel einen Faden, welcher mit irgend einem unbeweglichen Körperteile verbunden wird, zu legen, wobei ein Gegenzug durch die Muskelkontraktion oder die Fascienspannung entstehen kann. 3) Im lockeren Unterhautbindegewebe (nach ad A 2 erster Aufgabe, eine kreisförmige Fadenschlinge, deren einer Teil mit der zuggebenden Haut fest verbunden wird, zu legen, wobei sich ein Kreisbogen dem Faden entlang bilden könne. 4) Unter einen Muskelansatz (nach ad B erster Aufgabe) an einem Knochen einen dicken Faden oder ein Catgut um den Knochen herumlegen, wobei sich ein Sehnenbogen, wie Adductorenschlitz, bilden könne. Da ein solcher Sehnenbogen über irgend ein sich drückendes oder sich spannendes oder gleitendes Organ hinübergespannt ist, so muß man, um einen solchen künstlich sich ausbilden zu lassen, die Tätigkeit eines solchen mechanischen Reizes eintreten lassen. Es war mir aber nicht möglich, dem in die Tiefe, wie z. B. unter den Adductorenansatz hineingeführten Faden einen zweckmäßigen mechanischen Reiz ausüben zu lassen. Also beschränkte ich mich darauf, den um den Femur herumgelegten Faden oder Catgut unbeweglich zu halten, wobei aber nur der Gegendruck stattfinden kann.

Das später mitzuteilende Ergebnis, daß man oft an der künstlich ausgeführten Muskelöffnung Bogen- bzw. Kreisfasern sieht, welche den Öffnungsrand umsäumen, veranlaßte mich, an platten Muskeln verschiedene Öffnungen auszuführen, um zu beobachten, worauf jener Vorgang beruht. Dabei ergab sich, daß sich die Gestalt der Öffnung, die an irgend einem platten Muskel ausgeführt wurde, bei der Muskeltätigkeit bedeutend umändert, so daß dadurch ein konstanter mechanischer Zug am Öffnungsrande ausgeübt werden kann. Und zwar findet dies in der Weise statt, daß überhaupt bei der Muskelkontraktion der zur Faserrichtung des Muskels senkrecht stehende Durchmesser sich verlängert, während der parallel stehende zugleich sich verkleinert. Dagegen findet man im Moment der Aufhebung der Kontraktion das umgekehrte Verhältnis. Man kann nun dieses mechanische Verhältnis mit einer Gummiplatte wohl auch nachahmen, wenn man in der Mitte der Platte eine beliebige Rundöffnung macht und dann nach einer bestimmten Richtung zieht, wobei die Zugrichtung mit der Faserrichtung des Muskels übereinstimmt.

Was das Operationsverfahren betrifft, so dachte ich anfangs daran, es möglichst an kleinen Wunden zu vollziehen, wie z. B. in dem Falle, wo der Faden durch die Fascie gelegt wird, es von einer

Stichwunde aus, ohne Hautspaltung, durchzuführen. Aber aus Besorgnis, daß dies mich auf einen falschen Weg ablenken könne, habe ich gleich diesen Gedanken aufgegeben und immer vorher eine Hautspaltung gemacht, mit einigen Ausnahmen, welche zur zweiten Serie von der ersten Aufgabe gehören. Außerdem beschränkte ich mich nach dem Rat von Dr. LEVY nur auf die antiseptische Methode, weil die starke Entzündung, welche mir trotzdem oft zufällig entgegentrat, nicht nur die Neubildung des Bindegewebes bedeutend verzögerte, sondern häufig auch in eine falsche Richtung leitete, wie z. B. in dem Falle, wo eine am platten Muskel unter der Haut ausgeführte Öffnung wegen der nachfolgenden Vereiterung sich stark zusammenzog und vernarbte. Ich möchte dabei noch eine Tatsache, welche bei meinen Operationen auch oft eintrat, erwähnen. Diese besteht darin, daß, wenngleich keine Vereiterung vorhanden war, eine große bindegewebige Kapsel an der Operationsstelle zwischen der Haut und dem Muskel sich bildete und zwar so, daß dadurch die Muskeltätigkeit mehr oder weniger verhindert worden wäre, weil die Kapsel über die Muskelöffnung verbreitet und wie eine Membrana obturatoria am Öffnungsrande verwachsen war. Da man, wie ich glaube, dieses unangenehme Vorkommnis auf die nachteilige Wirkung des Sublimats oder der Karbolsäure (reaktorische Abgrenzung gegen das von der schädlichen Flüssigkeit berührte Operationsfeld) zurückzuführen hat, so schien es mir besser, anstatt der antiseptischen Methode die aseptische anzuwenden. Nun gestatten mir freilich die obwaltenden Verhältnisse nicht, die aseptische Methode vollkommen streng durchzuführen, aber ich hatte trotzdem bei mehr als der Hälfte der operierten Tiere ein günstiges Resultat.

Ich habe noch einiges Weitere vorauszuschicken: Zur Elektrisierung wurden dem Tiere die Beine an vier Ecken des Operationstisches etwas schlaff gefesselt und das Tier dann zwei- bis dreimal täglich auf 10—15 Minuten und wie die Aufgabe verlangt (s. oben S. 318 I) behandelt. Es war aber sehr schwer, auf der Oberfläche der genähten Hautwunde die Lage des Öffnungsrandes des Muskels genau zu bestimmen, weil sie je nach dem Ausstrecken des betreffenden Beines ihre Lage zur Haut veränderte, so daß man sie weder durch ein Hautzeichen, noch durch einen nebenbei befindlichen Knochen richtig erkennen konnte. Infolgedessen war ich gezwungen, mich damit zu begnügen, daß ich an der Haut einen zur Längsspalte, durch welche vorher die Muskeloperation gemacht war, wagrecht stehenden Querschnitt so ausführte, daß diese Querwunde der Mittel-

höhe der Muskelwunde genau entsprach, und sodann, daß bei der Elektrisierung die Beine des Tieres möglichst wieder in die vorige Operationslage gebracht wurden. Freilich ist aber auch damit noch nicht absolute Sicherheit gegeben, weil man die Ausstreckung des Beines bei jedem Verfahren nicht immer ganz gleichmäßig wieder herstellen kann und wenngleich dies geschieht, so doch in den meisten Gegenden des Körpers, abgesehen von Hautmuskeln, die Muskelspannung auch nicht immer mit der Hautspannung übereinstimmen wird. Infolgedessen habe ich meinen Versuch auch an den Hautmuskeln, deren Spannung im allgemeinen besser mit den Hautspannungen übereinstimmt, probiert. Dabei ergab sich aber, wegen der starken Verwachsung mit der Haut, kein gutes Resultat.

Was die Lebensdauer des operierten Tieres anbetraf, so sorgte ich dafür, dasselbe möglichst lange am Leben zu erhalten, weil ich bei der diesmaligen Untersuchung mehr die endgültige Ausbildung des bindegewebigen Gebildes als die in früheren Stadien vorkommende elementare Veränderung im Auge hatte. Also tötete ich den größten Teil meiner Tiere, abgesehen von einigen Fällen, frühestens nach Ablauf von einer Woche nach der Operation.

Zur Konservierung für die mikroskopische Untersuchung gebrauchte ich immer die Formolfixierung und danach mit allmählicher Konzentrationssteigerung die Alkoholnachhärtung, Celloidineinbettung und dann Eosin-Hämatoxylinfärbung oder die van Giesonsche Methode. Nach Dr. W. Gebhardts Rat gebrauchte ich auch manchmal die Alaunkarmin-Methode. Diese letztere ergab besonders für die Massenfärbung, also für die Aufhebung eines ganzen Stücks, einen guten Erfolg. Die Paraffineinbettung gebrauchte ich nur in einem einzigen Falle, wo ich nur eine Schnittserie nötig hatte, sonst nicht, weil dadurch die bindegewebigen Elemente stark zusammenschrumpfen. Von dem Fixierungsverfahren habe ich hierbei noch einiges zu sagen. Da das junge Bindegewebe bzw. Granulationsgewebe weich und sehr nachgiebig ist, so muß man streng darauf achten, daß, bevor man das Material in die Fixierungsflüssigkeit einlegt, die natürliche Lage desselben sorgfältig hergestellt wird, sonst wird man dadurch eine falsche Gestalt und Anordnung eintreten lassen. Also habe ich die operierte Stelle möglichst zusammen mit dem zugehörigen Skeletteile herausgeschnitten, und im Falle, wo dies unmöglich war, wie z. B. bei dem M. latissimus dorsi von dem großen Tiere, die Stelle möglichst mit einem großen Stück der Umgebung herausgenommen und auf eine Korkplatte ausgebreitet und dann die Faserrichtung des

Muskels genau in der natürlichen Lage zurechtgelegt, während der Muskel mit Stecknadeln nach und nach festgehalten wurde.

Operationen.

Es kommt oft vor, daß jemand, der sich irgend einer experimentellen Untersuchung widmet, den Befund möglichst, vielleicht selbst unwillkürlich, dem eignen Dogma anzupassen geneigt ist. Um dies zu vermeiden, habe ich mich bemüht, über meine Operationen und die nachfolgenden Befunde alles genau dem Tatbestande entsprechend zu beschreiben. Ich habe meine Operationen der ersten Aufgabe in vier Serien geteilt, je nach dem Verhältnisse des einwirkenden Zuges oder Druckes:

A. Die erste, wo ich den Zug oder Gegenzug durch den Faden an der Schnitt- oder Stichwunde in Fascien oder platten Muskeln einwirken ließ.

B. Die zweite, wo ich den Zug oder Gegendruck durch den horizontal gehaltenen kreisförmigen Faden am lockeren Bindegewebe einwirken ließ.

C. Die dritte, wo ich den dicken Faden oder das Catgut unter einen Muskelansatz am Knochen gelegt hatte, und dadurch auf sie den Gegendruck einwirken ließ.

D. Die vierte, wo ich den Zug durch die eigne Kontraktion des Muskels auf dessen Wunde einwirken ließ.

Hiernach folgen die Operationen zur zweiten Aufgabe, welche, abgesehen von einigen Zufügungen zu dem elektrischen Versuche, ganz wie die Aufgabe verlangt (s. oben S. 318 und 319) vorgenommen und wieder in drei Serien geteilt wurden, nämlich:

E. Die fünfte Serie der Operationen für den Versuch mit elektrischer Reizung.

F. Die sechste Serie der Operationen für den Versuch mit mehreren Querspaltungen, und

G. die siebente Serie der Operationen für die Versuche mit einem oder mehreren Lappenschnitten oder mit Ausschnitt von einem länglichen Fleischstück.

A. Erste Serie.

Operation 1.

Am Rücken in der Längsrichtung, d. h. parallel zur Faser des Hautmuskels, wurde unter die Fascia lumbo-dorsalis ein Seidenfaden

gelegt, dessen aus der Fascie heraustretenden Freienden fest mit der Haut verbunden wurden, damit durch den fortwährenden mechanischen Zug, welcher durch Hautverschieben bei der Körperbewegung des Tieres mit dem Faden auf die verletzten Ränder der Fascie ausgeübt wird, künstlich Sehnenbogen an diesen Rändern ausgebildet würden. Nach Ablauf von 3 Wochen wurde das Tier getötet und das Resultat der Operation war ein negatives. Es war starke Entzündung eingetreten, deswegen war der Faden mit einem derben Gewebe umwickelt. Wenngleich wir die Lücken, wo der Faden durchtrat, als deutlich mit neugebildeten Fasern abgerundete Öffnungen ansehen können, vermögen wir doch nicht zu entscheiden, ob dieselben durch den Fadenzug beim Hautverschieben gebildet sind.

Operation 2.

An dem M. latissimus dorsi zu beiden Seiten wurde durch Schnittwunden eine Fadenschlinge gelegt, deren freie Enden in der Haut fest verbunden wurden. Bei dieser Operation hatte ich die Absicht, daß ein Bogengebilde an dem Granulationsgewebe, welches sich in der Muskelwunde befinden soll, durch den Fadenzug ausgebildet würde. Nach 2 Wochen ergab sich folgendes: Die Schnittwunden waren in rundliche Öffnungen verändert und die von dem Faden berührten Teile stark gedrückt, so daß die Öffnungen mehr oder weniger ovalförmig nach diesem Punkte gezogen wurden. An den Öffnungsrändern sind hier und da die weißen fibrösen Säume vorhanden. Und zwar an der rechten Seite wurde eine kanalförmige Kapsel gebildet, welche auf dem Muskel den Faden umwickelt und mit ihren beiden Enden mit den Latissimus-Öffnungen, durch die der Faden hindurchtrat, verwachsen war. Nach vorsichtiger Entfernung der Kapsel sah ich, daß an der unteren Öffnung durch den nach oben gezogenen Faden eine schiefe Halbrinne ausgebildet war. Wenn man nun ihren Rand von der äußeren Fläche des Muskels ansieht, so hat sie sich zu einem sichelförmigen Ausläufer gezogen, etwa wie beim unteren Horn (Crus inferius) des Margo falciformis fasciae latae femoris vom Menschen. Dieses künstliche Gebilde besteht, wie Fig. 8 auf Taf. XIX zeigt, fast ganz aus länglichen, dem Freirande desselben parallel gelagerten jungen Bindegewebszellen (siehe unten die Zusammenfassung).

Operation 3.

Zu ganz demselben Zwecke wie vorher wurde eine Operation an der dünnen Ansatzstelle des M. biceps femoris gemacht; also

an der lateralen Seite der Kniegegend wurde die Haut gespalten und unter dem Muskel an seinem hinteren Rande ein Faden durchgeführt und dann durch eine Schnittwunde des Muskels herausgezogen und endlich die beiden Enden des Fadens in der Haut fest verbunden. Wie man an Fig. 11 auf Taf. XX, die eine Woche nach der Operation aus einem Flächenschnitt der Muskelwunde abgebildet wurde, sieht, besteht das Granulationsgewebe zwar in seiner mittleren Partie, auf die der Fadenzug direkt eingewirkt hat, ganz aus länglichen, parallel zueinander gelagerten und Bogenbündel bildenden Zellen, während die andern Partien nur aus rundlichen, also indifferenten Zellen bestehen.

Operation 4.

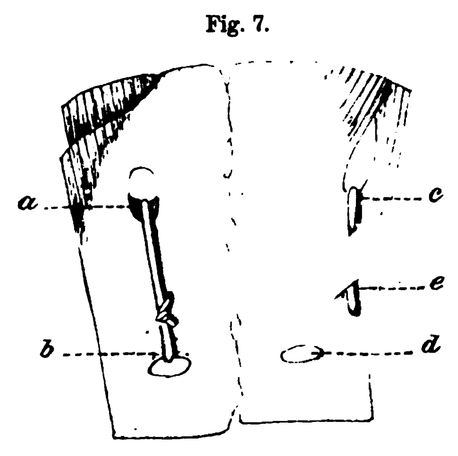
Am Rücken wurde die Haut in der Längsrichtung gespalten und unter dem M. latissimus dorsi ein Faden gelegt, dessen beide Enden durch die Schnittwunden etwas nach oben mit der Haut verbunden wurden (wie bei Operation 2). Nach 3 Wochen wurde das Tier getötet und dabei ergab sich bei unbewaffnetem Auge dasselbe Resultat wie bei der Operation 3, obgleich in diesem Falle die Organisierung eine Woche länger als in jenem gedauert hatte. Bei mikroskopischer Untersuchung sah man aber einen Entzündungsvorgang, so daß in dem Granulationsgewebe viele Leukocyten, besonders eosinophile, vorhanden waren und die Granulationselemente ebenso jung wie beim vorigen Falle aussahen. Unter dem Mikroskop sah man, daß am oberen Rande der Muskelwunde das Granulationsgewebe doch hauptsächlich aus jungen, mit der Längsachse parallel zum Wundrande des Muskels gelagerten Spindelzellen bestand.

Operation 5.

Am Rücken auf beiden Seiten wurde durch die Fascia lumbodorsalis je eine Fadenschlinge gelegt, und zwar in der Weise, daß die Schlinge an der rechten Seite unten in der Haut fest verbunden wurde, während sie an der linken Seite frei blieb, d. h. nicht mit der Haut, sondern die beiden Enden derselben miteinander verbunden wurden. Also bei dieser Operation können wir annehmen, daß der Faden überhaupt nur an dem unteren Rande der rechten oberen Öffnung, wo sich der durch Hautverschiebung nach unten zu ziehende Faden anlehnt, den mechanischen Zug ausüben wird, indem an der linken Seite vielleicht, weil der Faden sich nicht mit der Haut verbindet, der Zug gar nicht oder viel weniger als an der rechten auf die bezüglichen Wundränder einwirkt.

Nach 40 Tagen sah man an der rechten Seite, daß die obere Öffnung stark nach unten gestreckt und der untere Rand derselben da, wo der Faden sich anlehnt, stark verdickt war. An der linken Seite änderten sich die Wunden in eine quer- oder längsovalförmige Gestalt um und die Fascie war an der Stelle, wo die obere Öffnung sich befand, in zwei Blätter geteilt und zwar so, daß die Öffnung des tieferen Blattes etwas höher als die des oberflächlichen liegt. Man sah dadurch an dem unteren Rande der ersteren Öffnung, die über denselben Rand der letzteren hervorragt und an den sich der Faden nur anlehnt, eine bedeutende Verdickung, während man am letzteren keine solche finden konnte. Der obere Rand der unteren Öffnung linker Seite, gegen den die Schlinge sich drückte, war natürlich auch verdickt (Textfig. 7).

Fig. 7.



Fascia lumbo-dorsalis aus Operat. 5. *a*, *b* und *c* verdickte Wundränder, *d* eine Wunde, durch welche das rechte Fadenende hätte herausgenommen werden sollen, *e* der Punkt, wo es zufällig, ohne daß dort vorher eine Schnittwunde gemacht war, herausgenommen wurde.

Bei mikroskopischer Untersuchung sieht man, daß an allen verdickten Rändern, d. h. am unteren Rande der rechten oberen Öffnung, am unteren Rande der linken tieferen Öffnung (Fig. 10 Taf. XIX) und am oberen Rande der linken unteren Öffnung (Fig. 5 Taf. XIX) eine die Zugrichtung andeutende längszellige Bindegewebswucherung stattfand und zwar am ersteren derselben, an dem durch Hautverschiebung stärkerer Zug gewirkt hatte, da, wo sich der Faden direkt gedrückt hatte, ein atrophischer Herd eintrat, während die Zellkerne durch Kernfärbung nicht tingierten.

Dagegen an den übrigen unverdickten Rändern sieht man, wie Fig. 6 auf Taf. XIX, die vom oberen Rande der linken tieferen Öffnung, und Fig. 7 auf Taf. XIX, die vom unteren Rande der linken unteren Öffnung abgebildet wurde, zeigt, keine oder viel geringere Neubildung von Bindegewebszellen, und zwar solche, welche rundlich oder unregelmäßig gestaltet sind.

An obigem Erfolge bemerkt man, daß an der linken Seite, wo der Faden nicht mit der Haut verbunden war, wohl auch ein

mechanischer Zug, vielleicht durch die Kontraktion der Muskeln, welche von der Fascia lumbo-dorsalis entspringen, stattfand.

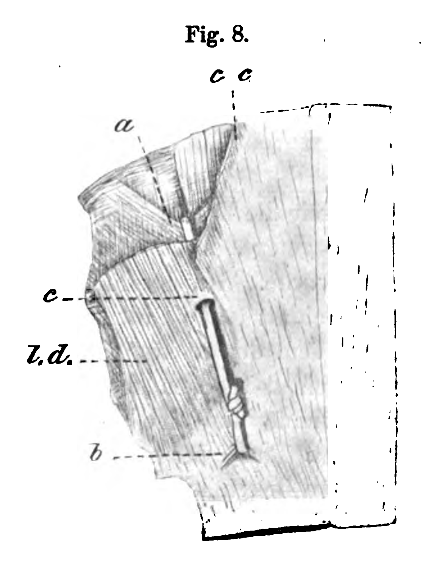
Operation 6.

Durch die Fascia lumbo-dorsalis wurde eine Fadenschlinge, ohne Schnittwunde zu geben, bloß mit Nadel gelegt und die Schlingenenden nach oben mit der Haut fest verbunden. Nach 18 Tagen hat sich die Stichwunde, die durch den Faden nach oben gezogen war, bedeutend verdickt. Unter dem Mikroskop sah man, daß die Verdickung hauptsächlich aus neugebildetem Granulationsgewebe besteht. Und wie Fig. 1 auf Taf. XIX zeigt, findet sich eine große Anzahl von jungen länglichen Bindegewebszellen, welche überhaupt von unten her zu beiden Seiten des Fadens sich konvergieren und damit die Zugrichtung andeuten.

Operation 7.

Mit dem Zwecke, daß der Faden nicht direkt auf den Rand der Muskelwunde drücke, sondern bloß durch sie hindurchgehe, wie z. B. bei den Fascienschlitzen, durch welche die Hautnerven zur Haut heraustreten, wurde ein Faden durch den Latissimus in folgender Weise gelegt. Das vordere Bein der zur Operation gehörigen Seite des Tieres wurde stark vorwärts gestreckt und durch den Latissimus ein Faden so tief geführt, daß, wenn das Bein losgebunden wird, der Faden in etwas höherer und tieferer Lage erhalten blieb, während die Wunde des Latissimus bei Körperbewegung auf dem Faden hin- und hergleiten konnte. Dann wurde der Faden durch die Fascia lumbo-dorsalis wieder herausgezogen und endlich wurden beide Enden des Fadens miteinander auf der Fascie fest verbunden.

Fig. 8.



Linke Seite des Rückens aus Operat. 7. *l.d.* Ursprung der Fascia lumbo-dorsalis des M. latissim. dorsi, *cc* derselbe des M. cucullaris, *a* künstliches Bogengebilde an der tieferen Fascie, *b* dasselbe an der Fascia lumbo-dorsalis, *c* künstliches Loch am M. lat. dorsi.

Dabei ergab sich nach 2 Wochen folgendes: Die Schnittwunde des Latissimus hatte sich in eine kleine, mit weißem Randsaum

versehene Öffnung verändert, durch die der Faden, wie ein Hautnerv, von tief oben nach unten hervortrat (Textfig. 8). Und wie man bei Fig. 15 auf Taf. XX, welche aus einem Flächenschnitte der den Faden durchlassenden Latissimus-Öffnung abgebildet wurde, sind die meisten Teile vom Wundrande, besonders am oberen auf den Faden stoßenden Rande, mit typischem längszelligem Saum umsäumt, abgesehen vom lateralen unteren Teile, der dem Faden angeschmiegt war, wodurch die Zellen in der Richtung des Fadenzuges sich differenziert hatten. An dem tieferen Teile (eine Stelle von der tieferen Rückenfascie), an welchem das obere Schlingenende angehalten worden war, sah man auch einen in der Mitte abgeknickten fibrösen Bogen. Unter dem Mikroskop sah man, daß in dieser Gegend viele junge längliche Bindegewebszellen beigemischt sind, und zwar so, daß diese Zellen von der abgeknickten mittleren Partie des freien Bogenrandes, wo die älteren Bindegewebsbündel atrophiert und damit die Zellkerne ungefärbt geblieben waren, und von der distalen Gegend desselben nach beiden Enden des Bogens ausstrahlen. Wir haben dazu noch ein andres Präparat, an welchem ganz derselbe Vorgang, d. h. ein durch den starken Druck hervorgerufener, atrophischer Vorgang und zugleich eine Neubildung der die Zugrichtung andeutenden Längszellen stattfand (Fig. 3 Taf. XIX).

Operation 8.

Durch die Fascia lumbo-dorsalis rechter Seite wurde eine Fadenschlinge gelegt, deren oberes Ende etwas oben in der Cutis festgehalten wurde. An der linksseitigen Fascie dagegen wurde ein einfacher Schnitt (ohne Faden) ausgeführt, um das mechanische Verhältnis mit dem der rechten Seite vergleichen zu können. Dabei ergab sich nach 2 Wochen folgendes: An der linken Seite zeigte die Schnittwunde nur eine Quernarbe, während an der rechten Seite der obere Rand der unteren Öffnung sich verdickt hatte und mit deutlichen Bogenfasern versehen war, während an der oberen Öffnung sowohl am oberen wie am unteren Rand kein solches stattfand.

Operation 9.

Am M. cucullaris wurde eine Operation in der Weise ausgeführt, daß ein Faden durch die Schnittwunde seiner Ansatzstelle an der Spina scapulae gelegt und das eine Ende des Fadens nach oben, das andre nach unten mit der Haut verbunden wurde, damit an der Wunde vielleicht ein Bogengebilde entstehen könne. Nach 2 Wochen

sah ich folgendes: Es hatte sich kein zweckentsprechendes Gebilde ergeben, wegen der Lage des nicht passend durchgeführten Fadens; der Faden hatte nämlich nicht die gerade von oben nach unten gerichtete Lage, sondern eine Schlingenlage eingenommen, so daß dadurch der Muskelansatz von beiden Schlingenenden umschlungen wurde. Doch sah man bei mikroskopischer Untersuchung ein sonstiges mechanisches Verhältnis der Bindegewebsausbildung. Wie man in Fig. 18 auf Taf. XX sieht, welche aus einem Längsschnitt vom M. cucullaris abgebildet wurde, hat das Granulationsgewebe, wie ein Epithel, die innere Fläche des den Faden durchlassenden Muskelkanals überzogen und besteht, wenngleich sich wegen der Muskelerschlaffung der größte Teil davon verdichtet hat und wie ein Körnchenhaufen aussieht, an der direkt durch den Faden gedrückten unteren Partie nur aus länglichen Zellen. Wenn man nun von dieser dünneren Stelle aus genau weiter verfolgt, so kann man bald bemerken, daß alle andern Teile auch überwiegend aus länglichen Zellen bestehen.

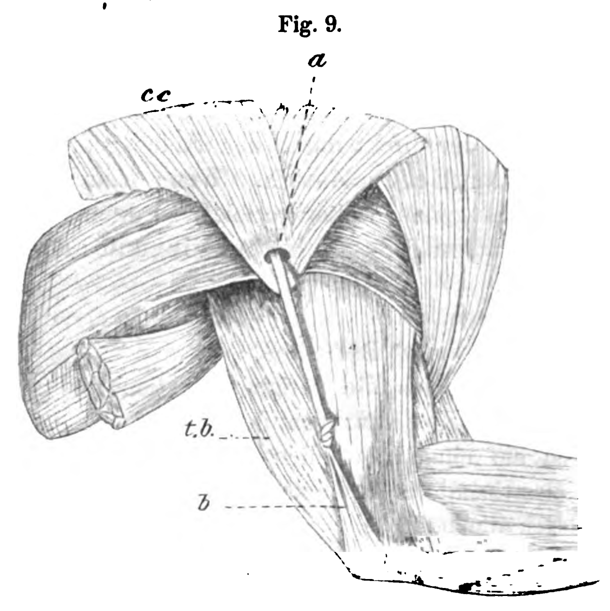
Operation 10.

Damit wiederholte ich die vorige Operation und zwar in der Weise, daß zunächst die Haut von der Wurzel des Ohres bis zur Ellbogengegend auf einmal gespalten und der Faden von dem vorderen Rande des Cucullaris aus unter diesem durchgeführt und dann der Faden durch die beim sehnigen Ansatze an der Spina scapulae befindliche Querschnittswunde des Muskels herausgezogen wurde. Endlich band ich das obere Ende des Fadens mit einem derben Bindegewebe, das sich unter dem Ohrknorpel befand, und das untere Ende desselben mit der Tricepssehne fest. Dabei ergab sich nach 5 Wochen ein typischer mit Bogenfasern versehener Schlitz, welcher den Faden durchläßt, gebildet. Ferner sah man auch am unteren Ende des Fadens ein neugebildetes starkes sehnenartiges Bindegewebsbündel, welches unten von der Tricepssehne, mit der das Fadenende verbunden war, nach oben zum Fadenknoten sich erstreckte (Textfig. 9). Fig. 21 auf Taf. XXI wurde aus dem oberen Ende dieses neugebildeten Bündels abgebildet. Die untere Schnittfläche des Fadens entspricht der Stelle, wo der Faden einen Teil der Tricepsaponeurose zusammen mit dem darunter befindlichen Muskelteilchen untergehakt hat, um wieder nach oben zu dem Knotenpunkt, welchen die obere Schnittfläche des Fadens repräsentiert, sich zu begeben; der Knoten hat das auf der Aponeurose befindliche

lockere Bindegewebe in sich gefaßt. Dabei sieht man **in allen Zugrichtungen immer nur die stark gestreckten Zellen.** Und zwar ist es sehr bemerkenswert, daß auf der Aponeurose das lockere Bindegewebe durch den gegebenen mechanischen Zug, d. h. durch den Knoten nach oben ziehenden, **in ein starkes Längszellenbündel sich umgeändert hat.**

An dem oberen, mit dem Randsaum versehenen künstlichen Bogenrande des Schlitzes des M. cucullaris sieht man, daß hier auch

Fig. 9.



Rechtes Vorderbein eines Kaninchens aus Operat. 10. *cc* M. cucullaris, *t.b.* M. triceps brachii, *a* künstliches Loch, *b* künstlich ausgebildetes Bindegewebsbündel.

der Saum ganz aus länglichen, dem Wundrande parallel gelagerten Zellen besteht.

Auf dem Seziersaale zu Halle sah ich ein dementsprechendes anomales Sehnenbündel beim Menschen, welches an der medialen Seite des Oberarmes aus einem anomal abgezweigten Bündel des M. pectoralis major ausgebildet ist. Es teilte sich nämlich beim M. pectoralis major sinister aus dem oberen Teile von dessen lateralem Rande ein langes Muskelbündel von etwa 2 cm Breite ab. Es lief über den unteren Teil der Achselhöhle vorbei nach dem Oberarm zu und bog sich dann herum, um sich an dem Lig. intermusculare mediale anzuheften, und zwar so, daß infolgedessen die Stärke dieses Bandes in seinem unteren Teile, d. h. von diesem Anheftungspunkte bis zum

Epicondylus medialis, bedeutend zunahm. Also kann man wohl obiges künstliche sehnenartige Bündel mit diesem anomalen Vorgang vergleichen.

Operation 11.

An der vorderen Fläche der Rückenhaut wurde ein kleiner Teil der Cutis mit der Fadenschlinge untergehakt und das Schlingenende mit der Spitze des Dornfortsatzes fest verbunden. Dabei sah man nach 2 Wochen eine Cutisschlinge, welche sich in der Richtung gegen den Fadenzug ausgebildet hatte. Bei mikroskopischer Untersuchung dieser Schlinge sieht man, daß das den Faden umgebende und innerhalb des Hautmuskels befindliche Granulationsgewebe ganz aus den nach der Richtung des Fadenzuges gestreckten länglichen Zellen besteht. Fig. 2 auf Taf. XIX wurde aus einer andern, aber durch ganz dieselbe Operation gebildeten Cutisschlinge abgebildet. Dabei sieht man, daß die beiden Schlingenenden ganz und gar aus längsgezogenen Zellen bestehen und daß hier auch an der durch den Faden direkt gedrückten Partie des älteren Bindegewebsbündels der Cutis eine atrophische Eigenschaft sich befand, während kein Zellkern sich färbte.

B. Zweite Serie.

(Siehe ad A 2 des Programms S. 318 und B in der Bezeichnung der Operationsserie S. 339.)

Operation 12.

Nach ad A 2 der ersten Aufgabe wurde eine kreisförmige Fadenschlinge in der Lendengegend in das Unterhautbindegewebe gelegt, damit ein in horizontaler Lage befindlicher Kreisbogen künstlich gebildet würde. Diese Operation ist aber recht schwer und erst nach mehreren vergeblichen Versuchen gelang es mir dadurch, daß ich erstens mit einer mit größerer Krümmung und schärferer Spitze versehenen Halbkreisnadel einen Faden durch eine Stichwunde nach einer Seite hineinführte, und zwar erst nur im Halbkreis soviel als die Nadelkrümmung ausmachte, dann an diesem Endpunkte das eine Ende des Fadens herauszog, während die Nadel wie vorher nach der andern Seite, so daß nun die beiden Enden des Fadens an der originalen Schnittwunde einander trafen und endlich band ich die beiden Enden etwas oben in der Haut fest. Ein in solcher Weise hergestellter Kreis muß also in seiner unteren Hälfte dem überbrückten Bindegewebe den konstanten Zug verleihen.

Nach 3 Wochen fand die Sezierung statt, sie zeigte aber kein so gutes Resultat, weil der Fadenkreis sich zu seicht, also nicht im lockeren Bindegewebe, sondern noch in der derben Cutis befunden hatte. Nichtsdestoweniger sah man aber an der inneren Fläche der Haut eine deutliche kreisförmige weiße Verdickung, die gerade dem Faden entsprach, und hier und da, besonders in der unteren Hälfte des Kreises, stärkere Faserzüge, welche den Faden überbrückten. Da diese Faserzüge in Radialrichtung zum Kreis lagen, so konnte man sie auch als durch den gegebenen mechanischen Reiz gebildet annehmen (Textfig. 10).

Vollends bei mikroskopischer Untersuchung ergab sich ein interessantes Beispiel von mechanischen Verhältnissen der Ausbildung des Bindegewebes. In Fig. 22 auf Taf. XXI, welche aus einem Senkrechtschnitt durch die untere Hälfte der kreisförmigen Verdickung abgebildet wurde, sieht man, daß von beiden Seiten des Fadens, der in der Mitte der Figur als ein größerer Rundfleck ausgezeichnet ist, eine große Menge von jungen länglichen Zellen divergierend nach einer Seite hinlaufen, während auf der andern Seite des Fadens, also an der inneren Seite des Kreises, sie überwiegend bogenförmig zu beiden Seiten des Fadens verlaufen, als ob der Faden durch eine Faserschlinge nach einer Seite angehalten wäre. Es ist ferner sehr bemerkenswert, daß in der Gegend gerade unterhalb des Fadens, wo das Granulationsgewebe, mit der Umgebung nicht verbunden, sich frei dem Fadenzuge anschmiegen konnte, nur rundliche, also indifferente Zellen sich befanden.

Fig. 10.



Rückenhaut eines Kaninchens aus Operat. 12 von der inneren Fläche.

Operation 13.

Am Rücken im lockeren Bindegewebe unter dem Hautmuskel wurde eine Fadenschlinge gelegt, deren beide Enden nach oben mit der Haut fest verbunden wurden, um die vorige Operation verbessern zu können, und zwar so, daß die Haut nebst dem Hautmuskel einmal gespalten und dann die Schlinge in zweckmäßiger Weise im lockeren Bindegewebe angelegt wurde.

Operation 14.

Ganz dieselbe Operation wie vorher wurde an der äußeren Seite beider Oberschenkel ausgeführt, und die Schlingen werden im lockeren Bindegewebe unter die Haut gelegt.

Was diese beiden Operationen anbelangt, so waren sie leider ganz und gar vergeblich, weil die Tiere durch stetiges Lecken die Fadenschlinge aus den Hautwunden herausgezogen hatten.

Operation 15.

Ich versuchte nochmals ganz wie in Operation 12 im lockeren Bindegewebe unter den Hautmuskeln auf beiden Seiten je eine kreisförmige Fadenschlinge zu legen. Dabei wurden aber die Enden des Fadens an der unteren Fläche der Cutis festgehalten, so daß nie eine Spur davon auf der Hautoberfläche hervortrat. Nach 2 Wochen wurde das Tier getötet, es ergab sich aber auch hier kein Resultat. Obgleich die Faden hier gut erhalten waren, zeigte sich doch eine große Strecke derselben stark gekräuselt. Es erwies sich also als nicht zweckmäßig, für einen solchen Zweck ein nicht widerstandsfähiges lockeres Bindegewebe zu gebrauchen.

C. Dritte Serie.

(Siehe ad B des Programms S. 318 und C in der Bezeichnung der Operationsserie S. 339, d. h. zur Ausbildung des Arcus tendineus.)

Operation 16.

Um das Oberschenkelbein herum wurde ein dickes Catgut gelegt, damit sich zwischen dem Muskel und dem Knochen ein Sehnenbogen, wie der Adductorenschlitz für A. und V. fem., ausbilden könne. Dabei muß man beachten, daß die Krümmung des Instruments, mit dem der Faden oder das Catgut hineingeführt wird, möglichst dem Umfang des Knochens angepaßt ist, weil sonst nicht nur der Muskelansatz zerrissen wird, sondern auch der Faden resp. das Catgut vom Knochen entfernt sich befindet. Dazu brauchte ich eine modifizierte scharfgespitzte Aneurysmanadel, und diese Operation wurde in folgender Weise ausgeführt: An der lateralen Seite des Oberschenkels wurde die Haut in der Längsrichtung gespalten und dann wurde das Instrument mit Catgut zwischen dem M. biceps fem. und M. vastus lateralis, wo die laterale Kante des Femurs ganz bloß unter der Fascie liegt, um den Femur herumgelegt.

Nach 2 Wochen wurde das Tier getötet, wobei sich folgendes ergab: Es fand Entzündung statt, so daß der durch das Catgut aus-

gebildete Adductorenschlitz, obgleich er in zweckmäßiger Lage und Gestalt sich befand, mit Eiterpfropfen ausgefüllt war und man infolgedessen, mit Ausnahme von einigen günstigen Stellen, überhaupt den guten Differenzierungszustand von Bindegewebszellen nicht sehen konnte. Der Adductorenschlitz war noch von jungem Granulationsgewebe bedeckt und an der unteren medialen Partie, welche durch das Catgut gefaßt wurde, wodurch vielleicht ein stärkerer Gegenzug hervorgerufen wurde, bestand das Gewebe ganz und gar aus länglichen Zellen, während am lateralen den Knochen begrenzenden Teile nur rundliche Zellen sich befanden; in den übrigen Partien nahmen die länglichen die äußere Zone, die rundlichen die innere ein.

Operation 17.

Ganz dieselbe Operation wie vorher wurde an beiden Oberschenkeln gemacht und nach Ablauf von 18 Tagen das Tier getötet. Dabei ergab sich ein gutes Resultat, obgleich an der linken Seite eine leichte Vereiterung stattgefunden hatte. Es zeigt sich an der Mitte der Ansatzstelle des Adductors ein typischer Sehnenbogen; aber ich konnte davon an der Bogenstelle in zweckmäßiger Lage keinen guten Schnitt bekommen, weil der Muskelansatz zuviel gebeugt war.

Fig. 14 auf Taf. XX zeigt einen Längsschnitt, welcher an der vorderen Fläche des Femurs durch den M. vastus medius geführt wurde. Dabei sieht man, daß das über dem Catgut hinübergespannte und weiter nach der Beinhaut hinübergehende junge Bindegewebe ganz und gar aus länglich spindelförmigen Zellen, dagegen das dicht oben und unten vom Catgut gelagerte überwiegend aus unregelmäßigen Zellen besteht. Man kann annehmen, daß die länglichen Zellen überhaupt durch den Muskelzug, welcher vor dem Femur immer in Längsrichtung sich verschiebt, ausgebildet wurden, während bis zu der Stelle, wo unregelmäßige Zellen sich befinden, die Wirkung des Muskelzuges nicht reichte.

Operation 18.

Hier wurde anstatt des Catguts ein dicker Seidenfaden gebraucht und nach Ablauf von 10 Wochen das Tier getötet. Bei der Sektion fand ich, daß der Faden zu schief und zu weit entfernt vom Ansatz der Adductoren lag. Aber dabei konnte man unter dem M. vastus med., in welcher Gegend der Faden dicht am Knochen vorbei lief, einen Spiralkanal, wie etwa am Oberarm vom Menschen, bemerken und er war gleichwie mit Bogenbündeln von länglichen Zellen,

die hier auch in Faserrichtung des Muskels (M. vast. med.) sich gelagert hatten, überzogen. Aber bei diesem Falle fand sich sowohl an dem spiralen Kanal als auch am Adductorenloch eine starke Verwachsung des Fadens mit dem neugebildeten Bindegewebe (hat sich also vernarbt).

Operation 19.

Herumlegen des Catguts um den Femur wurde abermals auch hier vorgenommen, und nach 28 Tagen zeigte sich ganz derselbe Erfolg wie bei Operation 16 und 17. Bei mikroskopischer Untersuchung sah man, obgleich durch einen leichten Entzündungsvorgang (rundzellige Infiltration) die Bindegewebsneubildung mehr oder weniger verhindert zu sein schien, zwischen dem Adductorenansatz und dem Catgut die länglichen Zellen angelagert, welche bogenförmig sowohl nach der oberen wie nach der unteren Seite des Catguts hinausstrahlen. Ein noch besseres Präparat habe ich von einem andern Tiere bekommen, an dem ganz dieselbe Operation ausgeführt, das aber etwas früher getötet worden war (nach 18 Tagen). Wie man nämlich in Fig. 17 auf Taf. XX, die nach Herausnahme des Catguts abgebildet wurde, sieht, hatte sich, obgleich eine leichte Vereiterung stattfand, ein hübsches Bogenbündel von bindegewebigen länglichen Zellen gebildet. Ferner sieht man bei dieser Figur noch eine etwa dreieckige Stelle, welche mit neugebildeten Zellen ausgefüllt und bei der durch die differenzierten Formen der Zellen wohl auch die Zugrichtung angedeutet ist. Und zugleich können wir annehmen, daß man das mechanische Moment für die Differenzierung der dem Catgutgange näher befindlichen, bogen- resp. kreisförmige Bündel bildenden Zellen auf das Stoßen des Muskels gegen das Catgut zurückführen kann (vgl. die Zusammenfassung).

D. Vierte Serie.

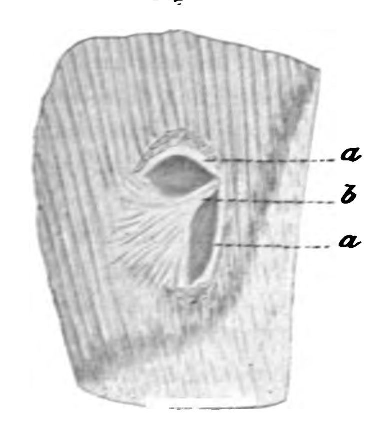
(Siehe D in der Erklärung der Operationsserie S. 339.)

Operation 20.

Am M. latissim. dorsi wurde in seiner Mitte ein Bogenschnitt mit nach vorn gerichteter Konvexität ausgeführt, um vielleicht künstlich etwa bogenförmige Bindegewebsfasern am proximalen Schnittrande des Muskels ausbilden zu können. Nach 3 Wochen wurde das Tier getötet. Der proximale und distale Rand der Muskelöffnung sind weit auseinander gerückt und begrenzen eine große ovale Lücke, deren Längsdurchmesser von hinten schief nach vorn lateral

gerichtet, also in Richtung der Muskelfasern am größten ist. Die Lücke ist mit dünner Bindegewebsmembran geschlossen. Um den Rand der Lücke sieht man einen sehnenartigen Fasersaum, mit Ausnahme der lateralen unteren Partie, wo er fast ganz fehlt (Textfigur 11). Ferner ist, wie man gleichfalls an der Figur ersieht, noch ein besonderer Faserzug vorhanden, welcher unter Konvergenz der Fasern durch die Mitte der Lücke von der Verschlußmembran ausgehend von unten lateral nach oben medialwärts verläuft und weiter nach oben geht, um das Fettgewebe, das unter dem Muskel am medialen Rande des Schulterblattes frei liegt, zu erreichen. Da dieses Fettgewebe der Hebung des Schulterblattes (nach oben und medialwärts) immer folgen muß, so ist es verständlich, daß dieser Faserzug entsprechend gerichtetem mechanischem Reize ausgesetzt war.

Fig. 11.



Linker Latissimus dorsi eines Kaninchens aus Operat. 20. a Randsaum, b das die Zugrichtung andeutende neue Faserbündel.

Bei mikroskopischer Untersuchung dieses Objektes sah man erstens junge längliche, dem Muskelrande parallel gelagerte Bindegewebszellen, und zweitens von diesem Saume aus zwischen den Muskelfasern emporsteigende länglich gerichtete Zellengruppen.

Operation 21.

Auf beiden Seiten habe ich am M. latiss. dorsi je eine rundliche Öffnung gemacht, um den Unterschied von der vorigen Operation, wobei sich eine Rundöffnung durch einen einfachen Schnitt gebildet hatte, festzustellen. Zufällig starb das Tier nach 10 Tagen an Stuhlverstopfung. Bei der Sezierung aber konnte man rundliche Öffnungen sehen, die mit mehr oder weniger deutlichen weißen Randsäumen versehen und mit dünnen bindegewebigen Membranen verschlossen waren. Unter dem Mikroskop bemerkt man, daß die Schließmembran aus vielen, in mannigfachen Richtungen gelagerten jungen und mehr oder weniger länglichen Zellen bestand, während in dem Randsaum die Zellen, wenngleich sie an einigen Stellen von dem Muskelrande direkt in der Membran ausstrahlten, doch an den meisten Teilen dem Muskelrande parallel lagen und von der lateralen Gegend

dieses Zellengebietes erst nach den in der Membran befindlichen Zellen sich erstreckten.

Operation 22.

Am M. latiss. dorsi beider Seiten wurde abermals eine Öffnung wie bei der vorigen Operation ausgeführt. Nach 23 Tagen ergab sich folgendes: Die Öffnung des Muskels gestaltete sich queroval-förmig mit unregelmäßigem Rande und war mit einer dickeren Bindegewebsmembran verschlossen, so daß man sie nicht mehr Öffnung, sondern Narbe nennen muß.

Operation 23.

Ganz dieselbe Operation wie vorher wurde auch hier vorgenommen und das Tier nach 24 Tagen getötet. Das Ergebnis dieser Operation war auch gleich dem vorigen, wenngleich hier die Öffnungen etwas kleiner waren.

Operation 24.

An sechs Kaninchen wurde eine Anzahl von Rundöffnungen von verschiedener Größe durch die platten Muskeln ausgeführt, ob dabei vielleicht in bezug auf die Größe der Muskelwunde ein verschiedener Ausbildungszustand betrachtet werden könnte. Die Thiere wurden in der Zeit zwischen dem 5. und 27. Tage nach der Operation getötet und es ergab sich folgendes: Die Muskelwunden veränderten sich einerseits in mit weißen Säumen versehene Öffnungen und anderseits durch Ausbildung einer Verschlußmembran in Narben, und zwar so, daß die großen Wunden nicht immer Öffnungen bildeten, sondern daß einige davon, und zwar gerade die, welche groß genug schienen, um eine Öffnung zu bilden, sich wohl in Narben veränderten, während dagegen die kleinen sich auch als Öffnungen zeigten. Dabei bemerkt man auch, daß da, wo etwa eine Entzündung stattfand, die Wunden mehr Neigung hatten, sich zu Narben auszubilden. Man kann, glaube ich, dazu noch hinzufügen, daß überhaupt da, wo der Muskel dicker und weniger der Bewegung ausgesetzt ist, die Kontraktionsnarbe sich bilden wird.

Um den Faserverlauf im Randsaum der Rundöffnung genau beobachten zu können, wurden Fig. 12, 16 auf Taf. XX und Fig. 19 auf Taf. XXI aus verschiedenen Schnitten von 14tägigen Latissimuswunden abgebildet. Dabei sieht man, daß bei dem Flächenschnitte (Fig. 12), welcher ein Viertel der Öffnung repräsentiert, nur zum Öffnungsrande parallel gelagerte Längszellen ausgebildet wurden, wäh-

rend bei den Radialschnitten (Fig. 16 und 19) nur Querschnittflächen derselben sich befinden und in den beiden Fällen die Längszellen erst von der äußeren Partie des Saumes aus zwischen den Muskelfasern hin ausstrahlen. Dies letztere geschieht aber nur da, wo die Muskelfasern in Längsrichtung gelagert sind. Daher muß man annehmen, daß neben dem mechanischen Zuge, der, wie oben (s. S. 336) beispielsweise ein solcher mit Gummiplatte nachgeahmter geschildert ist, bei der Tätigkeit des operierten Muskels am ganzen Teile des Öffnungsrandes einwirkt, die Kontraktion der einzelnen, daselbst endigenden Muskelfaser resp. eines Bündels solcher auch an dem Wundrand Zug ausübt, wodurch die Zellenbündel von den peripheren Teilen des Randsaumes aus zwischen die Muskelfasern resp. deren Bündel gezogen werden.

Operation 25.

Um die Muskeltätigkeit des operierten Latissimus, an dem eine rundliche Öffnung ausgeführt wurde, zu verhindern oder wenigstens einzuschränken, habe ich dem Tier die Vorderbeine durch Gipsverband nach hinten auf dem Rücken festgehalten. Nach einer Woche sah ich, daß die Muskelöffnung von eben derselben Größe geblieben war. Der Öffnungsrand war glatt und zeigte keinen augenfälligen Randsaum, abgesehen von dem oberen Rande, wo er mit einem weißen kleinen Streifen versehen war. Unter dem Mikroskop sah man, daß an dem oberen Rande eine bedeutende Menge von Granulationen sich angehäuft hatte, deren Zellen größtenteils unregelmäßig angeordnet waren, doch befanden sich am distalen Rande derselben auch längliche, miteinander parallel gelagerte Zellen, welche ohne weiteres nach den beiden Seiten des Öffnungsrandes als ein schmaler Saum hinübergingen. Also war das Resultat dieser Operation ein negatives, weil hier auch, trotzdem die Muskeltätigkeit sehr eingeschränkt war, die Ausbildung des längszelligen Randsaumes, wenngleich in geringem Maße, stattgefunden hatte. Aber ich kann vermuten, daß man durch den Gipsverband nicht den Muskel gründlich unbeweglich halten kann. Und zwar habe ich mich nachher davon überzeugt, daß auf die Öffnungen an den meisten Plattmuskeln des Rumpfes wohl auch Atmungsbewegungen immer einen nicht unbedeutenden Einfluß ausüben.

Operation 26.

Um zu beobachten, welch ein Ausbildungsunterschied zwischen der freigebliebenen und der angehaltenen Muskelöffnung vorhanden

ist, habe ich am rechten Latissimus eine einfache Rundöffnung und am linken Latissimus an derselben Stelle eine solche von eben derselben Größe gemacht, bei der aber durch zwei Fäden die gegenüberliegenden sowohl oberen und unteren, als medialen und lateralen Randteile miteinander verbunden wurden. Nach 2 Wochen ergab sich, infolge von Kapselbildung im Operationsfelde, ein nicht so besonders gutes Resultat. Aber es war zu erkennen, daß die linke Öffnung viel kleiner und unregelmäßiger als die rechte ist und daß die in ihr ausgebildete Schließmembran viel dicker als die auf der rechten Seite gleichfalls vorhandene Verschlußmembran ist, also fast eine Kontraktionsnarbe darstellt. In dem oberen lateralen Viertel der linken Öffnung, welches etwas weiter offen als die drei andern Viertel geblieben war, war jedoch die Membran viel dünner und der zugehörige Muskelrand mit einem Randsaum versehen, während an dem Loch der rechten Seite des Tieres der größte Teil des Öffnungsrandes umsäumt war. Bei mikroskopischer Untersuchung sah man, daß, während der Randsaum sowohl in der rechten wie auch in der linken Seite ganz aus dem Rande parallelen Längszellenbündeln bestand, in der Schließmembran der linken Seite die länglichen Zellen ferner an der Stelle, wo der Faden sich befand, eine dem gegen das Schlingenende des Fadens stattgefundenen Gegenzuge entsprechende Richtung eingenommen hatten, daß also an dem Schlingenscheitel, besonders an dem des in Längsrichtung gelegten Fadens, sich ein Bogenbündel von länglichen Zellen befand. An der rechten Öffnung sah man die länglichen Saumzellen von den Zellen der Schließmembran, in der sie unregelmäßig angeordnet waren, mehr oder minder deutlich sich abgrenzen (Fig. 25 Taf. XXI). An dem etwas dickeren Teile dieses Saumes gingen jedoch die länglichen Zellen bzw. deren Bündel von ihm aus ohne weiteres in die der Membran über, während sie von der andern Seite des Saumes aus gruppenweise zwischen den Muskelfasern emporsteigen, als ob sie durch den Zug des Muskels heraufgezogen worden wären (Fig. 13 Taf. XX).

Operation 27.

Damit in dem Granulationsgewebe des Wundrandes einige Muskelfasern vorstehen und dadurch etwa ein besonderer Zug auf die Zellen der Verschlußmembran ausgeübt werde, habe ich am M. biceps femoris einen annähernd herzförmigen Schnitt in der Weise ausgeführt, daß ein dreieckiger Muskellappen zungenförmig vom oberen Rande der Öffnung herabhängt. Aber bei der Sektion des Tieres,

die nach 7 Tagen stattfand, ergab sich kein besonderes Resultat und die früher herzförmige Öffnung zeigte eine rundliche Gestalt, wie bei den andern Operationen mit ursprünglich schon rundlicher Öffnung. Auch konnte man den Muskellappen nicht mehr finden. Auf dem Flächenschnitt sieht man am oberen Rande, wo der Zungenlappen herabhing, nur einen mit länglichen, zum Wundrande parallel gelagerten Bindegewebszellen versehenen Saum. Nur ein kleiner Unterschied von dem andern besteht darin, daß wegen des Zusammenschrumpfens des Muskellappens am oberen Rande der Öffnung viele Querschnittflächen der Muskelfasern vorhanden sind.

Operation 28.

Auch hier habe ich am M. latiss. dorsi zu beiden Seiten je einen herzförmigen Ausschnitt ganz wie vorher gemacht und nach 2 Wochen das Tier getötet. Dabei sind die Zungenlappen zusammengezogen, indem die oberen Ränder der Öffnungen etwas unregelmäßig verdichtet sind. Übrigens konnte man keinen Unterschied zwischen dieser Muskelöffnung und den andern aus rundlichen oder queren Wunden umgebildeten Muskellöchern finden. Es fand hier auch Ausbildung einer dünnen Verschlußmembran und eines stellenweise mehr oder weniger deutlichen Randsaumes statt.

Operation 29.

Am M. latissim. dorsi wurde ein T-förmiger Schnitt in der Weise ausgeführt, daß der Querarm des T nach unten gerichtet ist, also ein umgekehrtes T, und daß die beiderseitigen Muskellappen des Längsarmes auseinander gezogen, also auch umgeschlagen und mit Faden festgehalten sind. Bei dieser Operation dachte ich daran, daß an der Spitze des dreieckigen Raumes zwischen den Muskellappen Quer- resp. Bogenfasern ausgebildet und dadurch die scharfe Spitze abgerundet werden könnte, weil bei allen Muskelerschlaffungen, also bei Aufheben der Kontraktion, die Spitze der Dreiecke sich immer der Basis nähert und dadurch beide Seitenkanten, die zur Spitze hin einander stoßen, auseinander weichen. Bei dieser Operation sah man nach 4 Wochen, daß der ganze dreieckige Raum sich in eine große, etwa rundliche Öffnung umgebildet hatte, in dem Maße, daß man die ursprüngliche Spitze der Dreiecke nicht mehr sehen konnte. Bei mikroskopischer Untersuchung sah man aber, daß sich die quergelagerten bindegewebigen Längszellen besonders in dem bindegewebigen Randsaum an der Spitze stark entwickelt hatten und diese dadurch ganz abgerundet war (Fig. 20 Taf. XXI).

E. Fünfte Serie.

(Experimente zu Versuch I des zweiten Programms, d. h. mit Elektrisierung, s. oben S. 318, I.)

Operation 30.

Am distalen Teile des M. latissimus dorsi wurde ein mit der Spitze nach vorn (kopfwärts) gerichteter, beinahe rechtwinkeliger Scherenschnitt gemacht und vom 3. bis zum 9. Tage durch Aufsetzen der einen Elektrode sowohl am proximalen wie auch am distalen Wundrande elektrisiert, während die andre Elektrode stets auf dem Ansatzteile des Muskels neben dem Oberarm festgehalten wurde. Das Tier wurde am 14. Tage nach der Operation getötet. Dabei war die Wunde stark vernarbt, so daß man unter dem Mikroskop keine Besonderheit von Bindegewebsentwicklung finden konnte. Es läßt sich dabei jedoch annehmen, daß, da die Narbenzellen stark nach der Zugrichtung der Muskelfaser eingestellt waren, die Differenzierung derselben wahrscheinlich viel schneller vor sich gegangen war.

Operation 31.

Es wurde am Latissimus dorsi an seinem distalen Teile eine große Rundöffnung gemacht und vom 3. Tage an auf eine Woche in der Weise elektrisiert, daß die eine Elektrode auf den proximalen Rand der Öffnung angesetzt wurde, während die andre an dem Muskelansatz am Humerus festgehalten war. Bei der Sezierung, welche am 14. Tage nach der Operation stattfand, ergab sich folgendes: Die Muskelwunde war etwas verkleinert und mit einer dünnen Membran verschlossen. Der Öffnungsrand war auch mit einem bindegewebigen Saum versehen, welcher, wie bei andern nicht elektrisierten künstlichen Muskelöffnungen, aus länglichen Zellen besteht, und zwar so, daß man überhaupt zwischen den beiden einen augenfälligen Unterschied nicht finden kann.

Operation 32.

Am M. lat. dorsi wurde eine Rundöffnung gemacht und ganz wie bei Operation 30 elektrisiert. 10 Tage nach der Operation zeigte sich die Wunde bedeutend verkleinert und bereits verschlossen. Bei mikroskopischer Untersuchung sah man, daß die Schließmembran schon sich zu vernarben begonnen hat, indem die Zellen der Membran fast ganz länglich gestreckt und an den meisten Teilen bündelweise gruppiert sind, während diese Zellenbündel ebenfalls der Zugrichtung des Muskels entsprechend gelagert sind.

Operation 33.

Es wurde am Latissimus dorsi ganz dieselbe Operation und Elektrisierung wie bei Operation 31 ausgeführt, das Tier aber schon am 8. Tage nach der Operation getötet. Dabei sah man, daß die Muskelwunde, ohne eine Spur von Schließmembran auszubilden, frei offen geblieben war. Der Öffnungsrand war mit einem längszelligen Randsaum versehen, welcher aber von den der nicht elektrisierten Muskelöffnungen aus keinen Unterschied darbot.

Ferner habe ich derartig experimentiert, daß an den gleichnamigen Muskeln auf beiden Seiten desselben Tieres an derselben Stelle je eine Wunde von derselben Gestalt und Größe gemacht und nur auf einer Seite davon elektrisiert wurde, um die Bildungsverhältnisse miteinander genau vergleichen zu können. Hierzu gehören:

Operation 34.

Am M. biceps fem. wurde auf beiden Seiten ein zum Faserverlaufe des Muskels quer geführter Schnitt von 20 mm Länge und 5 mm Breite gemacht und am linken Biceps vom 3. Tage an auf 5 Tage in der Weise elektrisiert, daß die eine Elektrode bald auf dem proximalen, bald auf dem distalen Rande der Wunde aufgesetzt wurde, während die andre immer auch auf dem Muskelvorsprung am Becken festgehalten war, während die rechte Seite nicht elektrisiert wurde. Nach 8 Tagen ergab sich folgendes: Auf der linken Seite zeigte die Wunde schon eine mit derber Membran verschlossene dreieckige Gestalt, während die rechte Wunde etwas größer und mit viel dünnerer Membran verschlossen war. Unter dem Mikroskop bemerkt man, daß in der Narbe der linken Seite fast alle Zellen stark in Richtung des Zuges verlängert sind. An der rechten indes finden sich weniger Längszellen und die Differenzierung derselben sieht überhaupt etwas jünger aus, abgesehen von einigen Stellen, wo die länglichen Zellen bündelweise gruppiert und aus ihnen an einigen Teilen des Schnittrandes des Muskels sich ein Randsaum gebildet hat.

Operation 35.

Am Latiss. dorsi wurde auf beiden Seiten je ein Längsschnitt von 20 mm Länge und 5 mm Breite gemacht und vom 5. Tage an 7 Tage lang wie im vorigen Falle bloß auf einer Seite elektrisiert. Dabei konnte man gar keinen Unterschied bemerken, indem die Wunden beider Seiten fast gleichmäßig vernarbt und das Narbengewebe

sogar aus stark gestreckten, in Richtung der Muskelfasern verlaufenden Zellen bestand.

Operation 36.

Es wurde ganz dieselbe Operation und Elektrisierung wie vorher, aber am Biceps fem. auf beiden Seiten gemacht. Nach 12 Tagen ergab sich hier auch kein merkbarer Unterschied zwischen den beiderseitigen Wunden, während sie gleichfalls wieder mit einem überwiegend aus Längszellen bestehenden derben Bindegewebe verschlossen sind.

F. Sechste Serie.

(Experimente zu Versuch II des zweiten Programms, d. h. mit mehreren queren Spaltungen, s. oben S. 319, II.)

Operation 37.

Am linken Latissimus und am rechten Biceps fem. eines und desselben Tieres wurden am distalen Teil des Muskels je ein Rundloch und darüber am Latissimus drei, am Biceps zwei Querschnitte ausgeführt. Nach 5 Tagen ergab sich dabei folgendes: Am Biceps waren alle Wunden offen geblieben, ohne Schließmembran zu bilden und ohne mit der unteren Lage zu verwachsen. Bei mikroskopischer Untersuchung sah man nichts Bemerkenswertes, so daß die Granulationen, welche um die Wundränder herum sich befanden, sowohl an dem Rundloch als auch an den Querschnittwunden zumeist aus rundlichen Zellen bestanden. Außerdem fanden sich auch viele längliche Zellen, die mehr an den freien Rändern und in querer Richtung sich gelagert hatten, während die rundlichen peripher zwischen den Fasern des Muskels angeordnet waren. Es ist mir aber aufgefallen, daß an dem medialen Winkel der oberen Querwunde alle Zellen sich länglich differenziert hatten, weshalb man annehmen muß, daß diese durch unverletzte Muskelfasern abgegrenzte Gegend dem Zuge des Muskels mehr ausgesetzt gewesen sei.

Am Latissimus befanden sich die Wunden auch noch frei geöffnet, abgesehen von der zweiten Querschnittwunde, die zwischen den beiden andern etwas verkleinert geblieben war, während sich die erste (oberste) fast in ein großes rundliches Loch umgeändert hatte. Es ergab sich keine Verwachsung. Es wurden aus den verschiedenen Stellen mikroskopische Schnitte abgenommen, um die örtlichen Verschiedenheiten der Zellendifferenzierung genau beobachten zu können. Dabei ergab sich folgendes: Alle Granulationen an den Wundrändern bestehen überwiegend aus rundlichen Zellen, denen längliche beigemischt sind; aber wir können einen so guten örtlichen Unterschied

überhaupt nicht finden, indem, wie man bei der Fig. 24 auf Taf. XXI, die vom oberen Rande der obersten Wunde abgebildet wurde, sieht, überall die rundlichen Zellen immer an den mehr peripheren Teilen des Wundrandes, die länglichen mehr in den zentralen Gegenden, also in den freien Rändern in querer Richtung sich lagerten. Dabei können wir aber bemerken, daß an den Wundwinkeln, wo die Granulationen den unverletzten, die Wunde von außen abgrenzenden Muskelfasern näher stehen, mehr die länglichen Zellen sich befinden. Man sieht also z. B. bei der Fig. 4 auf Taf. XIX, die aus dem oberen medialen Winkel obiger Wunde abgebildet wurde, daß das Granulationsgewebe fast ganz aus länglichen Zellen bestand, und zwar so, daß der Winkel mit länglichen Zellen wohl abgerundet war.

Operation 38.

Am Latissimus und Biceps wurden wie vorher je eine Rundöffnung und darüber drei Querschnittwunden (bei dem Biceps zufällig etwas schief) ausgeführt. Bei der Sezierung, welche am 11. Tage nach der Operation stattfand, sah man am Latissimus die Wunden mit der Unterlage stark verwachsen, so daß der operierte Teil des Muskels erst durch Messer abpräpariert werden mußte. Die Wunden waren geöffnet, aber mit Membran verschlossen, und die zweite Querwunde war besonders groß, als ob sie ursprünglich eine Rundöffnung gewesen wäre. Die Schließmembranen bestanden aus längsgestreckten, in der Richtung des Faserverlaufs des Muskels angeordneten Zellen, abgesehen vom oberen Rande der zweiten (mittleren) und der dritten (gerade über der Rundöffnung befindlichen) Querwunde, an denen sich dem bezüglichen Rande parallel gelagerte, aber von der Verschlußmembran nicht abgegrenzte Längszellengebiete befanden. Und zwar befand sich an der Rundöffnung, obgleich sie groß offen geblieben war, keine Spur eines Randsaumes. An dem Biceps fand sich das Rundloch mit einer aus stark längsgestreckten, im Faserverlaufe des Muskels angeordneten Zellen bestehenden Membran verschlossen. Diese Zellen gingen am oberen Rande des Loches kontinuierlich in die zwischen den Muskelfasern befindliche Längszellenlage über. Unter den Querschnittwunden waren die erste und die gerade auf dem Rundloche befindliche dritte (besonders aber die erste) stark vernarbt. Die zweite blieb etwas groß und in der Mitte derselben blieb eine kleine freie Lücke, indem die diese Lücke umgebenden länglichen Zellen, abgesehen von einigen aus Längszellenbündeln bestehenden Stellen, überwiegend unregelmäßig angeordnet waren.

Operation 39.

Auch hier am Latissimus und am Biceps wurden je ein distales Rundloch und darüber im Latissimus drei, im Biceps zwei Querschnittwunden gemacht. Nach 16 Tagen war an dem Biceps das Rundloch durch eine Membran verschlossen. Diese Membran bestand aus länglichen Zellen und zwar besonders am oberen Theile derselben gingen sie, ohne einen Randsaum zu bilden, ohne weiteres in die zwischen den Muskelfasern befindliche Längszellenlage über, während am unteren Teile die Zellen mehr unregelmäßig angeordnet waren. Die Querschnittwunden, die hier auch zufällig sehr schief ausgeführt worden waren, hatten, ausgenommen von dem oberen Teile der obersten Wunde, wo eine kleine längliche Lücke geblieben war, sich geschlossen. Alle Wunden sind fast ganz vernarbt, indem in den Narben überwiegend stark gestreckte, nach dem Verlaufe der Muskelfasern angeordnete Zellen sich befinden, abgesehen von der Umgebung der zentralen Lücke der obersten schiefen Wunde, wo sie unregelmäßig angeordnet sind. Dabei bemerkt man auch, daß nur da, wo die pathologischen Schollen[1]), welche vielleicht aus den bei der Operation abgeschnittenen Muskelfaserenden stammten, vorhanden sind, sich lauter rundliche Zellen befinden.

Die Latissimuswunden verwuchsen mit der unteren Lage fest und die ersten und dritten Querschnittwunden änderten sich in mit Schließmembran versehene Rund- oder Ovalöffnungen um, während die zweiten geschlossen und total geheilt waren. Das Rundloch war auch mit Membran geschlossen. Unter dem Mikroskop sah man die Verschlußmembran der offen gebliebenen Querwunden und der Rundöffnung überwiegend aus länglichen Zellen bestehen, indem kein Randsaum ausgebildet war. Diese Zellen waren in der Verschlußmembran der Rundöffnung und der obersten Querwunde, die größer als die andre (dritte) geblieben war, fast ganz in der Faserrichtung des Muskels angeordnet. In der dritten Querwunde, welche sich durch querliegende Ovalform und Vernarbung ihres medialen Endes auszeichnete, befanden sich auch viele rundliche Zellen, die aber keine bestimmte Ordnung zeigten.

Operation 40.

Am Latissimus wurde eine Rundöffnung und darüber zwei Querschnittwunden gemacht. Nach 16 Tagen zeigten sich die Wunden

[1]) Bei den meisten Operationen am Muskel fanden sich diese Schollen, und man sah sie von rundlichen Zellen umgeben.

stark verwachsen. Alle Wunden waren aber offen geblieben und ohne Randsaum zu bilden durch Membran verschlossen, durch die sie mit der Unterlage verwachsen waren. Diese Verschlußmembranen bestanden auch überwiegend aus unregelmäßig angeordneten längszelligen Bündeln, abgesehen von der Membran der Rundöffnung, in welcher sie in der Faserrichtung des Muskels angeordnet waren.

G. Siebente Serie.

(Experimente zu Versuch III des zweiten Programms, s. oben S. 319, III.)

a. Zur ersten Kategorie.

Operation 41.

Nach der ersten Kategorie dritter Versuche von der zweiten Aufgabe wurde am M. latissimus dorsi ein Querschnitt von 20 mm und zwei Längsschnitte von 30 mm, welche sich von den beiden Enden des Querschnitts aus parallel zum Faserverlaufe des Muskels nach oben ziehen, ausgeführt, dadurch also eine rechteckige einlappige Schnittwunde hergestellt. Nach 15 Tagen sah man, daß der, von den Ecken abgesehen, zungenförmige Lappen stark nach oben zusammengezogen war, so daß sich die früher rechteckige Wunde in eine große ovale Lücke umgeändert hatte und man den Lappen nicht mehr sehen konnte. Der obere Rand der Lücke war stark verdickt. Es hatte sich am Operationsfelde eine große Kapsel gebildet und der Randsaum war unbedeutend.

b. Zur zweiten Kategorie.

Operation 42.

Am Latissimus dorsi wurden drei zur Faserrichtung des Muskels parallel gezogene Längsschnitte von 30 mm und ein Querschnitt ebenfalls von 30 mm, mit dem die unteren Enden der Längsschnitte miteinander verbunden wurden, ausgeführt, dadurch also eine zweilappige Wunde hergestellt. Nach 15 Tagen sah man dabei, daß, wie bei Operation 41, die Lappen stark nach oben zusammengezogen waren, so daß sich die Wunde bloß in eine große ovale Lücke umgeändert hatte. Es hatte sich hier auch am Operationsfelde eine große Kapsel und eine Schließmembran, welche sich zu einem stellenweise mehr oder weniger deutlichen Randsaum hinzog, gebildet. Am oberen lateralen Rande der Lücke, welchen das untere Ende des lateralen Lappens repräsentiert, befand sich eine starke Verdickung. Bei mikroskopischer Untersuchung sah man diese Verdickung aus jungem Bindegewebe und Muskelfasern bestehen, welche von oben her in dieselbe

einstrahlen. Dieser bindegewebige Lückenrand geht einerseits in die Kapsel, welche an der Außenfläche des Muskels etwas peripherwärts vom Wundrande angeheftet war, und anderseits in die gerade am Wundrande anschließende Verschlußmembran über. Am medialen Rande ist der Randsaum etwas deutlich, an den übrigen Teilen aber undeutlich zu sehen.

Operation 43.

Ganz dieselbe Operation (zweilappige Wunde) wie vorher wurde hier auch am Latissimus gemacht. Nach 15 Tagen ergab sich ein gleicher Befund, d. h. die Lappen hochgezogen, die Wunde in ein großes Loch umgeändert und Kapselbildung. Es fand hier aber die Verdickung und Verwachsung nicht statt und am oberen Rande des Loches bildete sich der Randsaum, welcher aus typischen länglichen Zellen bestand und durch den die unteren Ränder der zwei Lappen miteinander verbunden waren, viel deutlicher. Die Grenzen der Lappen waren unter dem Mikroskop nur durch eine dazwischengelagerte kleine Menge Fettgewebes zu erkennen.

Operation 44.

In gleicher Weise wie vorher wurde jetzt eine dreilappige Wunde am Latissimus gemacht, wobei jeder Lappen eine Länge von 35 mm, eine Breite von 12 mm hatte. Nach 15 Tagen zeigte sich auch hier die Zusammenziehung der Lappen, wodurch sich die Wunde in eine große unregelmäßige viereckige Lücke umgeändert hatte. Es fand auch starke Verwachsung und Bildung von Kapsel und Schließmembran, an der der Randsaum undeutlich war, statt; am oberen und medialen Rande der Lücke bildete sich der Randsaum etwas deutlich, am lateralen und unteren Rande aber, stärker mit der Unterlage verwachsend, gar nicht. Die Zellen waren überwiegend unregelmäßig gestaltet, doch waren auch stellenweise längsgestreckte Bündel beigemischt.

c. Zur dritten Kategorie.

Operation 45.

Am Latissimus dorsi wurde ein längliches Fleischstück von 20 mm Länge und 2 mm Breite so herausgeschnitten, daß der Längsdurchmesser der Wunde mit der Richtung des Faserverlaufs des Muskels übereinstimmt. Nach 15 Tagen war die Wunde vernarbt und mit der Unterlage stark verwachsen. Die Narbe bestand aus länglichen, in der Richtung des Faserverlaufs des Muskels gelagerten Zellen.

d. Zur vierten Kategorie.

Operation 46.

Es wurde an dem Latissimus dorsi eine Rundöffnung, darüber zwei Querschnittwunden wie bei Operation 40, und dann zwei Längsschnitte, welche die andern drei Wunden von beiden Seiten abgrenzten, aber nicht mit ihnen verbunden waren, ausgeführt. Nach 15 Tagen sah man dabei, daß die Wunden sich total vernarbt hatten und mit der unteren Lage fest verwachsen waren, und zwar so, daß man die Längsschnitte fast nicht sehen konnte.

Zusammenfassung.

I. Zur ersten Aufgabengruppe.

Aus den vorliegenden Experimenten über die erste Aufgabe, das heißt über die Frage, »ob es möglich ist, aus noch indifferentem oder auch aus bereits spezifisch geordnetem Bindegewebe künstlich die Bildung einer typischen Anordnung zu veranlassen«, bemerkt man zunächst, daß die Differenzierung der bindegewebigen Zelle stets der überwiegenden mechanischen Kraft folgt, d. h. daß die Zelle immer nach der gegebenen Zugrichtung sich verlängert, was bei der Arbeit Levys zuerst durch den in eine Sehnendefektwunde quer eingelegten und angespannten Faden bereits fast erwiesen worden war. Man bemerkt ferner, daß aus bereits völlig gestaltetem Bindegewebe, ohne Neubildung junger Zellen, keine neue Gestaltung mehr veranlaßt wird.

Mir ist es nun der Aufgabe entsprechend gelungen, einige Arten von typisch gestalteten, bindegewebigen Bogengebilden künstlich zu erzeugen. Diese Untersuchungen bilden in der Entwicklungsmechanik somit eine neue Etappe, in welcher zugleich eine weitere Bestätigung der Theorie Rouxs über die gestaltende Vermittlung der funktionellen Anpassung zum Ausdruck kommt, indem wir in einer dieser Theorie entsprechenden Weise künstlich die Gestaltung eines anatomischen Organs, wenngleich von sehr einfacher Form, veranlassen konnten. Solche Gebilde sind zunächst der Margo falciformis und Arcus tendineus. Außerdem sind einige ähnliche Gebilde, wie sogenannte Fascienschlitze, welche die Hautnerven oder Hautvenen durchlassen, und Faserschlingen etwa wie die Trochlea der Sehne des Musc. obliquus oculi sup. zur Ausbildung gekommen.

Es läßt sich, wie ich oben zeigte, ein bogenförmiger Rand bilden, wenn ein konstanter Zug oder Druck auf den mittleren Teil irgend eines Randes, der aus jungen indifferenten Zellen besteht,

spannend einwirkt, indem sich die Zellen durch diesen mechanischen Reiz fortwährend der Zugrichtung nach differenzieren. Freilich tritt die Gestalt des Bogens je nach der Stärke und der anpassenden Weise des Reizes nicht immer gleichmäßig ein. Wirkt der Reiz stark und dauernd, so tritt, wie man aus den Operationen 5 uf. (S. 341 und 343) ersieht, der Bogen mehr geknickt auf, und häufig atrophiert Gewebe an dem Punkte, wo der Faden direkt gedrückt hat, während von hier aus distal und auf beiden Seiten der Zugrichtung angepaßt eine lebhafte Differenzierung der jungen Zellen stattfindet (s. Fig. 3 Taf. XIX). Bei den Operationen 7 und 10 (S. 343 und 345), bei denen die versuchsweise gemachten Wundränder auf den Faden, ohne Biegung zu bewirken, bloß hin- und hergeglitten waren, wurde also, wegen des mäßigen Reizes, ohne Knickung ein glatter Bogenrand ausgebildet. Man sieht auch bei Operation 2 (S. 340) einen typischen, dem Margo falciformis fasciae latae vergleichbaren Freirand.

Worauf beruht nun der Mechanismus der Ausbildung dieses letzteren Gebildes? Es kommt hierbei auch nichts andres in Betracht, als die Art und Weise der Reizausübung. Dabei kann man vermuten, daß, wenn ein Zug auf eine gleichmäßig gespannte Öffnung nach einer bestimmten Richtung einwirkt, die Öffnung

Fig. 12.

nach der Richtung länglich gezogen wird, während der Zug in gerader Linie wirkt. Wenn die Spannung aber nach irgend einer Richtung hin stärker ist, so muß der gegebene Zug gegen diese überwiegende Spannungsrichtung intensiv wachsen. Stellen die Kreise der beistehenden drei Schemata der Fig. 12 zunächst eine gleichmäßig gespannte Öffnung vor, so entsteht das Oval von I, die in

gerader Linie nach Pfeilen *b* und *a* gezogene Form, weil dadurch der Zug auf die beiden Seiten des Kreises gleichmäßig einwirkt. Ist der Kreis dagegen, wie bei Schema II, in der Richtung von Pfeil *c* stärker gespannt, so muß der Zug auf der linken Seite des Kreises stärker als auf der rechten einwirken und die Öffnung nicht die Oval-, sondern die Halbmondform erhalten. Hört aber in diesen beiden Schemata die Zugwirkung auf, so tritt bald die ursprüngliche Kreisform wieder hervor.

In unserm Falle findet aber zugleich, wenn die Tätigkeit eines solchen Mechanismus sich fortwährend wiederholt, eine Differenzierung von Zellen in der Zugrichtung statt, und auf dem Prinzip der funktionellen Anpassung begründet, ändert sich die Urgestalt in der dem Reiz angepaßten Weise um. Im vorliegenden Falle also, wenn der Mechanismus wie Schema II sich verhält, muß ein sich erhebender Rand, wie die punktierte Linie des Schemas III andeutet, sich vorfinden. Ferner kann man auch annehmen, daß im Falle, wo der Zug nach unten einwirkt, immer noch derselbe Vorgang stattfindet. Wenn nämlich der untere Rand des Kreises durch einen Zug, z. B. durch eine Fadenschlinge, konstant nach unten gezogen wird, oder wenigstens durch sie festgehalten ist, so muß der Zug, der auf den Rand des Kreises einwirkt, auch immer gegen die stärkere Spannungsrichtung intensiver hinüberspielen. Unser künstlicher Margo falciformis wurde vielleicht durch den ersten Mechanismus ausgebildet, weil, indem der Fadenzug auf den oberen Rand der Wunde einwirkte, das erwartete Gebilde am unteren Teile desselben sich befand. Das untere Horn des Processus falciformis fasciae latae ist durch eine Venenschlinge, welche die Vena saphena magna mit der V. femoralis zusammen bildet, untergehakt worden; und daraus kann man nunmehr zu folgern geneigt sein, daß dieser Zustand den Bildungsmechanismus des Horns, wenigstens eines Teiles desselben, veranlaßt hat. Doch da dieser Margo eine typische Bildung ist, könnte er auch entsprechend Rouxs Auffassung, daß die typischen Bildungen zumeist durch selbständige vererbte Bildungsmechanismen angelegt und durch die funktionelle Anpassung vielleicht bloß zuletzt etwas feiner ausgebildet werden, der Zugrichtung entsprechend auf diese Weise ausgestaltet worden sein.

Bei den übrigen Operationen der ersten Serie sieht man deutlich die Abhängigkeit der Zellgestalt von den ausgeübten mechanischen Einwirkungen, die differenzierende Wirkung auf die bindegewebigen Zellen. Besonders bei den Operationen 3, 9 und 11 ergab sich der

beste mikroskopische Befund. Darunter in 3 (Fig. 11 Taf. XX) sieht man die länglich differenzierten Zellen nur an der Stelle, wo der Fadenzug direkt gewirkt hatte, indem sie an allen andern Stellen noch indifferent geblieben sind; und bei 9 (Fig. 18 Taf. XX) zeigen sich die Granulationszellen im Muskelkanal, trotzdem der Muskel im Erschlaffungszustande fixiert wurde, fast ganz in Spindelform. Endlich bei Operation 11 (Fig. 2 Taf. XIX) sind die Zellen, welche in den dem Zuge natürlich ausgesetzten Enden der Schlinge sich befinden, ganz und gar länglich ausgezogen worden; und dadurch hatte sich ein der Trochlea des M. obliquus oculi sup. ähnlicher Körper gebildet.

Ferner bei Operation 10 ergab sich ein vortreffliches Beispiel von mechanischer Differenzierung der Bindegewebszellen. Man sieht nämlich, daß an dem unteren Ende des Fadens, wie Fig. 21 auf Taf. XXI zeigt, die Granulationszellen sowohl unter der Aponeurose wie auch auf derselben ganz und gar nach der Zugrichtung sich verlängerten, und namentlich, daß das auf der Aponeurose befindliche ursprünglich lockere Gewebe, welches im Fadenknoten gefesselt und also danach dem Zuge ausgesetzt worden war, nunmehr durch längszellige Wucherung in ein starkes sehnenartiges Bündel sich umgeändert hat. Auch sieht man bei Fig. 9 auf Taf. XIX, die von einem Querschnitte im Verlaufe eines durch den M. latiss. dorsi (vor 3 Wochen) gelegten Fadens genommen wurde, daß die innere, dem Faden direkt angeschmiegte, also daselbst dem Fadenzuge ausgesetzte Schicht ganz aus längsgezogenen Zellen besteht, während die äußere, die vielleicht etwa einer andern daselbst stattgefundenen Spannung ausgesetzt war, aus quergelagerten Zellen besteht.

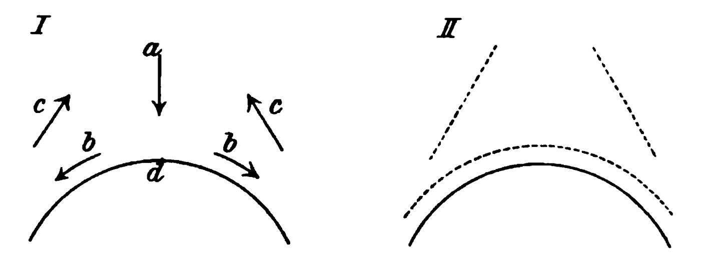
Über die zweite Serie der Operationen (s. S. 347), wobei eine Fadenschlinge unter der Haut in etwa dreiviertel eines Kreisbogens um subcutanes Bindegewebe zu legen und die äußeren Enden des Fadens miteinander (ich habe sie immer zusammen mit Haut verbunden) zu verknüpfen waren, kann ich hier nichts weiter sagen, als daß ich bei dem diesmaligen Verfahren nicht das gedachte Resultat der Ausbildung eines flachen Bogengebildes erzielt habe. Trotzdem ergab sich bei Operation 12, obgleich ein makroskopisch sichtbares Gebilde nicht hergestellt wurde, doch eine hübsche mikroskopische Gestaltung aus Bogenfasern (Fig. 22 Taf. XXI), worin wir ein schönes Beispiel von mechanischer Ausbildung kennen lernen können.

Bei der dritten Serie (s. S. 349), wobei zum Zwecke der Ausbildung von einem Arcus tendineus zwischen dem Muskelansatz und

dem Knochen ein unbeweglicher fremder Körper eingeschaltet wurde, ergab sich auch ein ziemlich gutes Resultat. Wie man bei Operation 19 (Fig. 17 Taf. XX) sieht, bildeten sich sogar den fremden Körper umgebende Bogen- resp. Kreisfasern aus. Dabei kann ich aber das Wesen des Bildungsmechanismus noch nicht genau erklären. Aber man kann annehmen, daß, wenn ein sich kontrahierender Körper ein härteres Objekt trifft, ein konstanter Stoß (Gegendruck) sich ergeben muß. In unserm Falle können möglicherweise dieser Druck und der Zug, der vielleicht bei eigner Kontraktion des Muskels stattfindet, die Hauptrolle gespielt haben, weil der Druck auf die Oberfläche des Objektes, wenn dieses wie ein Catgutfaden annähernd drehrund ist, natürlich in Querrichtung der Oberfläche als Zug sich fortpflanzt.

Durch die Muskelkontraktion dagegen wirkt der Zug nach einer andern Richtung, d. h. nach dem Ursprung der Muskelfaser hin. Also sehen wir auch oberhalb der Bogenfaser eine dreieckige Fläche und von den beiden Enden ihrer Basis aus nach der Spitze zu längliche Zellenbündel konvergieren. Beistehende Schemata der Fig. 13

Fig. 13.



deuten diese mechanischen Momente an. Wenn eine Kraft in der Richtung des Pfeiles *a* in Schema I auf die runde Fläche *d* wirkt, so gleitet sie nach der Kurvenfläche entweder nach einer Seite hin oder teilt sich nach beiden Seiten also nach den Pfeilen *b b* in zwei gleichmäßige oder ungleichmäßige Komponenten ab, so daß der Zug immer in Querrichtung wirken muß. Die Pfeile *c c* dagegen repräsentieren die Zugrichtung der Muskelkontraktion. Somit ist es wahrscheinlich, daß durch obigen Mechanismus die Zellendifferenzierung in unserm Falle überwiegend in der Richtung der punktierten Linie des Schemas II stattgefunden hat.

Ich habe bei Operation 18 als Objekt einen dicken Seidenfaden angewendet, welcher aus einem zusammengewundenen vierfachen

chirurgischen Nähfaden von Nr. 3 bestand und infolgedessen eine sehr unebene Oberfläche besaß, und habe gesehen, daß an den meisten Teilen des Fadendurchgangs die Muskelwunde mit dem Faden fest verwachsen (vernarbt) war. Da aber das operierte Tier während des langen Zeitraumes von 10 Wochen lebend erhalten wurde, so kann ich nicht entscheiden, ob dieses Verwachsensein allein von der Unebenheit der Fadenfläche herrührt.

Was die vierte Serie der Operationen (s. S. 351) anbelangt, bei welchen die Ausübung des mechanischen Reizes, ohne daß ein Faden oder irgend ein fremder Körper angewendet wurde, der eignen Muskeltätigkeit an und für sich überlassen wurde, so ergab sich folgendes: Eine sowohl quer zum Faserverlaufe des Muskels ausgeführte gerade oder gebogene Schnittwunde als auch ein Loch von verschiedener Größe und Gestalt ändern sich immer, wenn die Muskeltätigkeit lebhaft ist, in eine annähernd rundliche Öffnung um, und der Rand derselben versieht sich mit einem fibrösen Saum, der aus länglichen, zum Rande parallel gelagerten Bindegewebszellen besteht. Wenn die Muskeltätigkeit dagegen ausbleibt, so vernarben die Öffnungen mehr oder weniger schnell. Über den Bildungsmechanismus hierbei habe ich schon oben (s. S. 336) meine Meinung geschrieben: Nämlich, um es kurz zu wiederholen, es wirkt infolge der Muskeltätigkeit am Rande der Wunde ein konstanter Zug ein, wodurch die dem Rande entlang gelagerten Zellen sich dem Zuge entsprechend länglich differenzieren. Dies hat sich besonders bei Operation 24, 26 und 29 gezeigt. Die zweite davon zeichnet sich dadurch aus, daß die durch zwei gekreuzte Nähte vor Erweiterung durch den Muskelzug geschützte Öffnung im linken Latissimus (s. oben S. 355) fast ganz durch eine Membran verschlossen worden war, nämlich bis auf das obere laterale Viertel, welches offen geblieben war und deshalb einen dicken Randsaum ausgebildet hatte. Am rechten Latissimus dagegen war die nicht mit Nähten geschützte Öffnung ganz mit einer aber viel dünneren Membran verschlossen und zeigt deshalb an den meisten Teilen des Öffnungsrandes einen bedeutenden Saum. Bei Operation 29 bildete sich der Randsaum besonders stark an der Spitze der Dreiecke, wo der Zug, wie oben (S. 356) erwähnt, lebhaft gewirkt haben mußte. Ferner sehen wir sowohl bei diesen drei Operationen, wie auch bei Operation 20, daß da, wo die Muskelfasern mit ihren Enden den Randsaum erreicht haben, mehr oder weniger Zellenbündel des Saumes zwischen den Fasern des Muskels resp. dessen Bündeln hinaufgestiegen sind. Wir

können also daran denken, daß bei dem Zug, der, wie oben (S. 354) erwähnt, als ein Ganzes auf den Öffnungsrand einwirkt, gleichzeitig die Faser oder das Faserbündel des Muskels sich einzeln kontrahiert und daß dadurch an dem Saume ein Zug ausgeübt wird. Freilich aber beschränkt sich die reizgebende Muskeltätigkeit in allen Fällen nicht nur auf den zum Versuche verwendeten Muskel, sondern es ist zu beobachten, daß die Tätigkeit eines oder mehrerer andrer Muskeln damit sich kombiniert, und es zeigt sich, daß der Kombinationsweise entsprechend die einzelnen Differenzierungen voneinander verschieden vor sich gehen. Ferner ist zu berücksichtigen, daß ein Muskel auch durch einen in Tätigkeit sich befindenden Nachbar passiv mitbewegt werden kann. In dieser Beziehung sieht man, daß, wie ich oben geschrieben habe (S. 354), manche Rumpfmuskeln, besonders die platten Muskeln vom Thorax, bei der Atembewegung einen nicht geringen Einfluß ausüben und zwar so, daß die Muskelöffnung im Latissimus bei der Erhebung der Thoraxwand sich vergrößert und bei der Senkung derselben sich verkleinert. Aus diesem Grunde bildete sich bei Operation 25, wobei dem operierten Tiere die Vorderbeine festgehalten worden waren, wohl auch an der Latissimusöffnung der längszellige Randsaum.

II. Zur zweiten Aufgabengruppe.

Die Operationen zu der zweiten Gruppe von Aufgaben, welche teils durch elektrische Reizung einer Muskelwunde, teils durch mehrere quere Spaltungen an einem platten Muskel, also durch Kontinuitätsunterbrechung der Muskelfasern und zugleich durch Abschneiden der versorgenden Nervenästchen oder durch Ausschneiden eines Teilchens des Muskels an den Granulationszellen der betreffenden Wunde stattfindende reaktorische Vorgänge in Beanspruchung nimmt (s. oben S. 318 und 319, I—III), ergaben einen besonderen Erfolg überhaupt nicht; das Resultat war also ein negatives. Dies beruht, glaube ich, darauf, daß bei diesen Versuchen die Technik noch nicht genügend war. Es scheint mir z. B. bei dem elektrischen Versuche, abgesehen von der Ungenauigkeit der Ortbestimmung des Wundrandes auf der Hautoberfläche, welche ich oben (S. 337) erwähnte, die eigne Muskeltätigkeit, die in der Pause zwischen der Elektrisierung eintrat, den gegebenen elektrischen Reiz überwunden zu haben, weil wir zwischen den elektrisierten und nicht elektrisierten, wie ich besonders aus den Operationen 34, 35 und 36 ersehen habe, wenngleich wir bei den ersteren (nur bei Operation 34) die Zellendifferenzierung relativ schneller

als bei den letzteren vor sich gehen sahen, keinen wesentlichen Unterschied haben finden können. Es hätte also wohl noch häufiger elektrisiert werden müssen.

Bei den andern Fällen wäre es vor allem notwendig gewesen, daß die Verwachsung der Schnittwunden des operierten Muskels mit der Unterlage vermieden worden wäre, weil man sich sonst von dem Verhalten bei frei liegender Wunde nicht überzeugen kann. Es gelang mir aber bei dem damaligen Verfahren nicht, die Verwachsung zu vermeiden. Hinsichtlich der Verwachsung kann man daran denken, daß die Gegend des platten Muskels, in der mehrere Wunden gemacht wurden, ohne sich zu kontrahieren, relativ ruhig bleibt, und daß dadurch die Verwachsung schneller eintritt. Wir sahen daher die Wunde nur an demjenigen Muskel unverwachsen geblieben, welcher aus einem schon frühzeitig getöteten Tier (Latissimus bei Operation 37) herausgenommen wurde. Bei einer Gelegenheit sah ich, daß am Latissimus, an dem eine zur zweiten Aufgabe zugehörige zweilappige Wunde gemacht worden war, die Verwachsung schon am 7. Tage nach der Operation eingetreten war.

Somit kann ich hier aus den Versuchen von der zweiten Aufgabengruppe nur folgende Schlüsse ziehen: Erstens, durch die Elektrisierung geht die Zelldifferenzierung im Granulationsgewebe, besonders in dem Falle, wo eine der Elektroden wechselweise am proximalen und am distalen Rande aufgesetzt wurde, etwas schneller vor sich. Es fehlt mir zur Zeit noch an einem rationellen Experiment, diese zeitlichen Verhältnisse und die Differenzierung der Zellen in bezug zur Eigenschaft und Stärke des Reizes genau zu konstatieren. Trotzdem kann ich mich, abgesehen von dem etwas günstigeren Erfolg bei Operation 34, von dieser Sachlage noch durch eine andre Vergleichung überzeugen, insofern z. B. eine solche Wunde, wenn sie am platten Muskel, wie bei Operation 30 und 32 sich befand, anstatt Vernarbung zu zeigen, sich in eine Öffnung umändern müßte. Dies ist wohl bei der Operation 20 und den meisten andern zur vierten Serie zugehörigen andeutungsweise vorgefunden worden. Wie bei der einseitigen Elektrisierung, d. h. wenn die eine Elektrode nur am proximalen Wundrande aufgesetzt wurde, der Differenzierungszeitraum sich verhält, darüber eine bestimmte Aussage zu machen, bin ich zur Zeit nicht imstande, weil man überhaupt einen bemerkenswerten Unterschied zwischen diesem Erfolge und dem bei den andern in gleicher Weise, aber ohne Elektrisation ausgeführten Operationen nicht finden konnte.

Zweitens daß, wenn an einem platten Muskel mehrere quere Schnitte gemacht wurden, im Anfangsstadium an der Stelle, wo die Kontinuität der Muskelfaser total unterbrochen und die Fasern dadurch keinem Zuge ausgesetzt waren, fast nur indifferente junge Zellen sich befanden; während, wie der Latissimus bei Operation 37 zeigt, an der Stelle, wo die Muskelfasern noch nicht vollkommen unterbrochen waren, die Zellen etwaigem Zuge entsprechend mehr oder weniger schnell sich differenzierten. Über die späteren Stadien kann ich wegen der Verwachsung weiter nichts sagen, abgesehen von der Tatsache, daß wir unsre obige Vermutung, wonach sich die Ausbildung des Randsaumes auf die Freibewegung des Wundrandes zurückführen läßt, bestätigen können, weil an solchen Wunden, welche mit der Unterlage verwachsen waren, die Saumbildung gar nicht oder nur sehr unbedeutend eintrat (s. Operation 38, 40, 43 und 44).

Da ich jedoch die zweite Aufgabe auch für sehr interessant und für die Frage der funktionellen Anpassung für sehr wichtig halte, während anderseits die beschränkte Zeit meines hiesigen Aufenthaltes es mir nicht gestattet, diese Versuche hier vollends zu Ende zu bringen, so möchte ich diese Themata in meine Heimat mitnehmen, um dort weiter zu forschen.

Endlich, wenn ich die vorliegenden gesamten Resultate nochmals kurz zusammenfasse,' so lassen sie sich auf folgendes zurückführen:

1) Die Zellen der Granulationen, welche in den Wunden der Sehnenhäute und Muskeln sich befinden, differenzieren sich immer nach der durch einen überlegen stark einwirkenden mechanischen Zug gewiesenen Richtung und

2) man kann daher aus dem indifferenten oder noch jungen Granulationsgewebe durch einen zweckmäßigen künstlichen Reiz die Bildung irgend einer beliebigen Anordnung veranlassen.

3) Aber an dem bereits völlig differenzierten Bindegewebe kann (ohne Neubildung junger Zellen) nicht mehr die Bildung einer neuen Gestaltung veranlaßt werden, sondern

4) dieses Gewebe atrophiert, wenn der Reiz darauf stark einwirkt. Außerdem

5) wird dies Gewebe mit jungen Fasern, die aus dem Granulationsgewebe abgeleitet und durch einen gegebenen Zug differenziert wurden, versetzt.

6) Wenn an einem platten Muskel in querer Richtung zu den Muskelfasern ein einfacher Schnitt oder ein Ausschnitt von irgend einer Gestalt ausgeführt wird, so ändert sich die Öffnung in den

meisten Fällen in eine annähernd rundliche Lücke um, die offen bleibt, wie mir scheint, wenn der Muskel mehr der Bewegung ausgesetzt ist, oder andernfalls durch eine bindegewebige Membran verschlossen werden kann.

7) Um diesen Lückenrand herum ist immer ein Randsaum, der aus längsgestreckten Bindegewebszellen besteht, gebildet, und je dünner die Verschlußmembran ist, um so deutlicher grenzt sich der Saum von der Membran ab.

8) Diese Ausbildung des bindegewebigen Randsaums wird durch den am Wundrande stattfindenden mechanischen Reiz veranlaßt.

9) An der Wunde, an welcher eine Verwachsung stattfand oder an denjenigen Stellen derselben, wo dies geschieht, bildet sich der Randsaum gar nicht oder nur undeutlich.

10) Wenn auf lockeres Bindegewebe ein konstanter mechanischer Reiz einwirkt, so wird es durch einen infolge des gegebenen Reizes differenzierten Faserzug ersetzt.

11) Durch einen in geeigneter Weise angewendeten elektrischen Reiz geht die Differenzierung vielleicht schneller vor sich.

12) Wenn in einen Muskel mehrere voneinander getrennte Schnittwunden gemacht werden, so tritt an derjenigen Wunde, an der das Bindegewebe dem Zuge mehr ausgesetzt ist, die Differenzierung schneller ein.

13) Der starke entzündliche Vorgang hindert oder verzögert wenigstens die Differenzierung von Bindegewebsfasern in bedeutendem Maße.

14) Es folgt aus meinen Versuchen die Möglichkeit, daß, wenn die durch die Lebewesen selber ausgeführten Reizwirkungen ganz genau von uns nachgeahmt werden könnten, alle Bindegewebsgebilde wohl künstlich müßten erzeugt werden können, und

15) wie es mir denn auch in der Tat gelang, einige typisch strukturierte bindegewebige Bogengebilde künstlich zu erzeugen.

Zum Schlusse erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. Roux für die gütige Veranlassung zu diesen Untersuchungen und für seine mannigfachen Ratschläge meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Außerdem danke ich den Herren Prof. Dr. P. Eisler, Priv.-Doz. Dr. W. Gebhardt und Dr. O. Levy, die mir in der verschiedensten Weise helfend zur Seite standen.

Halle a. S., den 3. April 1904.

Literaturverzeichnis.

'29. Alessandrini. An quinam nervi conferant ad evolutionem et incrementum systematis muscularis. Annali di Storia naturale. 1829.

'51. Weber, E. H.. Über die Abhängigkeit der animalischen Muskeln von den animalischen Nerven. Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. 1851.

'59. Fick, Ludwig. Über die Gestaltung der Gelenkflächen. Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859.

His, Wilh.:

'65. Die Häute und Höhlen des Körpers. Academisches Programm. Basel 1865.

'74. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

'78. Bernays, A., Die Entwickelungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen, mit Beurtheilungen über die Gelenke im Allgemeinen. Morphol. Jahrb. IV. 1878.

Roux, Wilhelm:

'81. Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881. (Gesammelte Abhandlungen. 1895. Bd. I. Nr. 4.

'83. Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. Nr. 1. Structur eines hochdifferenzirten bindegewebigen Organs (der Schwanzflosse des Delphins). Archiv f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1883. Ges. Abhandl. Bd. I. Nr. 7.

'85a. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. I. Einleitung und Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwickelung. Zeitschrift f. Biologie. Bd. XXI. (Ges. Abhandl. Bd. II. Nr. 13 u. 18.)

'85b. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. III. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1885. Nr. 6—9. (Ges. Abhandl. Bd. II. Nr. 20.)

'89. Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Festrede. Wiener med. Presse. 1889. Separat: Wien 1890, Urban u. Schwarzenberg.

'93. Über die Specification der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. 1893. (Ges. Abhandl. Bd. II. Nr. 28.

'94. Einleitung zum Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. I. 1894. Leipzig, Wilh. Engelmann.

'95. Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik. Leipzig 1895. Bd. I u. II.

'02a. Discussion zu O. Levys Vortrag: Über Versuche zur Frage von der functionellen Anpassung des Bindegewebes. Verhandl. d. anat. Ges. auf d. Vers. zu Halle. 1902. S. 63—65.

'02b. Über die Selbstregulation der Lebewesen. Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. XIII. 1902.

V. v. Ebner:

'82. Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig 1882.

'96. Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896.

'71. Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Göttingen 1871.
'84. Krause, W., Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht bearbeitet. Göttingen 1884.
'02. Levy, O., Über Versuche zur Frage von der functionellen Anpassung des Bindegewebes. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. Vers. zu Halle. 1902. S. 58—63. (Die ausführliche Abhandlung erschien in diesem Archiv, Bd. XVIII. Heft 2.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX.

Fig. 1. Flächenschnitt einer 18tägigen, mit dem Faden nach oben gezogenen Fascienwunde aus Operat. 6; man sieht junge gestreckte Zellen zu beiden Seiten des Fadens gegen ihn hin konvergieren.

Fig. 2. Schnitt durch eine künstliche Cutisschlinge, zu Operat. 11.

Fig. 3. Flächenschnitt eines in der Mitte stark geknickten künstlichen Bogengebildes, aus Operat. 7.

Fig. 4. Flächenschnitt des medialen Winkels einer 5tägigen Querschnittwunde am Latissimus, aus Operat. 37; ganz aus jungen länglichen Bindegewebszellen bestehend.

Fig. 5. Flächenschnitt des oberen verdickten Randes der linken unteren Öffnung bei Operat. 5; unterer Teil aus jungen querliegenden Längszellen bestehend.

Fig. 6. Flächenschnitt des unteren, nicht verdickten Randes der linken unteren Öffnung bei Operat. 5; junge Zellen finden sich nur am Freirande.

Fig. 7. Flächenschnitt des oberen nicht verdickten Randes der linken tieferen Öffnung bei Operat. 5; zeigt eine ganz kleine Menge von jungen Zellen mit Leukocyten gemischt.

Fig. 8. Flächenansicht eines künstlich gebildeten Margo falciformis, aus Operat. 2; schwache Vergrößerung.

Fig. 9. Querschnitt im Verlaufe eines Fadens, welcher 3 Wochen vorher durch den M. latiss. dorsi gelegt war; *m* Querschnittfläche des Muskels, *a* äußere Schicht der Fadenkapsel, *i* innere, dem Faden sich anschmiegende Längszellenschicht.

Fig. 10. Flächenschnitt des verdickten unteren Randes der linken tieferen Öffnung von Operat. 5; der Freirand ganz aus jungen Längszellen bestehend.

Tafel XX.

Die Muskeln sind rot dargestellt.

Fig. 11. Flächenschnitt einer 7tägigen, mit einem Faden nach oben gezogenen Bicepswunde, aus Operat. 3; *f* Faden.

Fig. 12. Flächenschnitt eines 14tägigen Latissimusloches, ohne Faden, aus Operat. 24; *r* Randsaum.

Fig. 13. Flächenschnitt des oberen Randes eines mit Verschlußmembran versehenen Latissimusloches, aus Operat. 26.

Fig. 14. Längsschnitt gegen die Vorderfläche des Femurs, um den ein Catgut herumgelegt war, aus Operat. 17; rot: M. vastus medius, *c* Catgut.

Fig. 15. Flächenschnitt des künstlichen Latissimusloches von Operat. 7; *r* Randsaum, *b* dem Faden angeschmiegter Teil des Randsaumes.

Fig. 16. Radialschnitt am oberen Rande einer 14tägigen Latissimusöffnung mit einer dünnen Schließmembran *m*, die hier beim Einbetten umgeschlagen worden ist. Aus Operat. 24.

Fig. 17. Längsschnitt gegen die mediale Fläche des Femurs, um den ein Catgut herumgelegt war, aus Operat. 19; rot: M. adductor magnus, *e* Eiterpfropfen.

Fig. 18. Schnitt eines durch einen Faden nach unten gezogenen Muskelkanals am M. cucullaris, aus Operat. 9; *f* Faden.

Tafel XXI.

Die Muskeln sind rot dargestellt.

Fig. 19. Radialschnitt am medialen Rande einer 14tägigen Latissimusöffnung mit dünner Schließmembran *m*, die beim Einbetten umgebogen worden ist. Aus Operat. 24.

Fig. 20. Flächenschnitt aus dem oberen Rande einer großen Öffnung, die aus einer T-förmigen Schnittwunde entstanden war. Aus Operat. 29.

Fig. 21. Längsschnitt des oberen Endes eines künstlichen Bindegewebsbündels von Operat. 10; rot: M. triceps brachii; *a* Aponeurose des M. triceps brachii, *b* das aus ursprünglich lockerem Gewebe umgeänderte sehnenartige Bündel, *l* lockeres Bindegewebe auf der Aponeurose.

Fig. 22. Radialschnitt einer Cutis, durch die eine Fadenschlinge parallel der Haut gelegt war, aus Operat. 12; rot: Hautmuskel.

Fig. 23. Lateraler Teil des in der Textfig. 3 gezeichneten anomalen Sehnenbogens am M. cucullaris, bei etwas stärkerer Vergrößerung.

Fig. 24. Flächenschnitt des oberen Randes der Querwunde von Operat. 37; unterer Teil aus länglichen jungen Zellen bestehend.

Fig. 25. Ein Teil von der in Fig. 13 auf Taf. XX gezeichneten Latissimuswunde; Randsaum sich deutlich von der Schließmembran abgrenzend.

Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordius-Entwicklung nach dem »Nordsee-« und dem »Mittelmeer-typus«.

I. Der für beide Typen gleichverlaufende Entwicklungsabschnitt: vom Ei bis zum jüngsten Trochophora-Stadium.

Von

R. Woltereck,
Privatdozent in Leipzig.

Mit Tafel XXII und XXIII, einer Ausschlagtabelle und 11 Figuren im Text.

Eingegangen am 26. Mai 1904.

Einleitung.

Das Material für die Untersuchungen, von deren Resultaten im folgenden einiges kurz mitgeteilt werden soll, erhielt ich bei mehrfachem Aufenthalt in Neapel (*P. neapolitanus*) und auf Helgoland (*P. lacteus*) durch künstliche Befruchtung; die Laichzeit der ersteren Species fällt in die Monate März und April, die der letzteren in den August und September. Die Bearbeitung erforderte die Jahre 1902—04.

Den Beamten beider Stationen, insbesondere Herrn Dr. Gast in Neapel, bin ich für freundliche Unterstützung sehr zu Dank verpflichtet. Vor allem aber möchte ich auch hier mit ehrerbietigem Danke die Munifizenz der Königl. Preuß. Akademie der Wissenschaften erwähnen, welche mir die Materialbeschaffung (1902) ermöglichte.

Zur Orientierung über die beiden Typen der *Polygordius*-Entwicklung möge deren späterer Verlauf, über welchen ich früher[1]) berichtet habe, kurz skizziert werden.

Bei der bekannten, von Hatschek beschriebenen »Lovénschen Larve« (Fig. *A*) entwickelt sich an der Unterseite ein frei hervorragender Zapfen, der zum Wurmrumpf auswächst, während die Larve

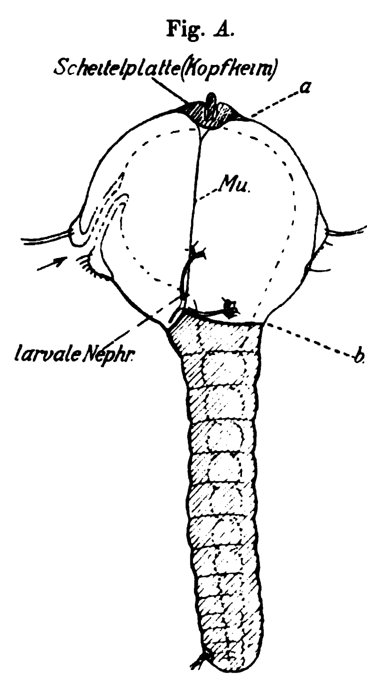
---

[1]) A. Trochophora-Studien I. Heft 34 der Zoologica. 1902.
B. Über zwei Entwicklungs-Typen der *Polygordius*-Larve. Verhandl. d. V. Internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901.

selbst (›Kopfblase‹ HATSCHEKS) schließlich mehr und mehr zusammenschrumpft. Ich konnte zeigen[1]), daß die Larvenblase nicht zum Kopf (Prostomium) wird, sondern daß dieser aus der Scheitelplatte (Kopfkeim) hervorgeht, während der Rumpf aus einem zunächst präanalen, dann perianalen Rumpfkeim auswächst. Beide Keime gruppieren sich um ein Wimperorgan (Fig. *C*).

Ich nannte diese Larve Mittelmeerlarve im Gegensatz zu der bei Helgoland beobachteten Nordseelarve (Fig. *B*), bei welcher der Rumpfkeim zu einem komplizierten Faltensystem innerhalb der Larvenhaut heranwächst. Bei dieser Larve[2]) konnte außerdem ein erheblich abweichender Bau der Larvenorgane, besonders der total verschiedenen Nephridien, ferner des Nerven- und Muskelsystems beschrieben werden. Ich zeigte jedoch[3]), daß die Anlage von Kopf- und Rumpfkeimen ursprünglich bei beiden Larven dieselbe sei (Fig. *C*), ferner, daß aus den die Entwicklung abschließenden, naturgemäß ganz verschieden verlaufenden Metamorphosen gleiche Resultate (Fig. *D*) hervorgehen, da der *P. lacteus* von Helgoland und der mediterrane *P. neapolitanus* sich bis ins Detail gleichen.

Fig. *A*.



Mittelmeerlarve.
a, *b* vgl. Fig. *D*.

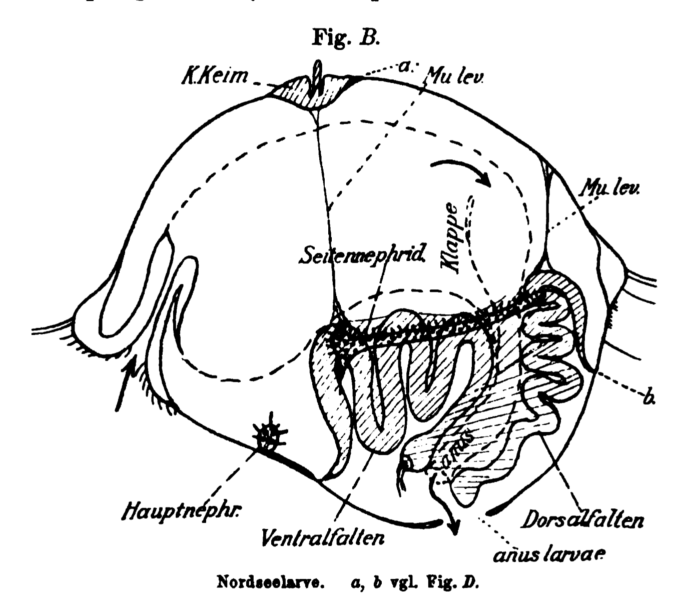
Es ergab sich nun die außerordentlich lockende Aufgabe, durch Aufzucht beider Larvenformen aus dem Ei die Entwicklungsvorgänge von Zelle zu Zelle zu verfolgen, den Punkt, an dem die Divergenz der Entwicklung einsetzt, festzustellen und von hier an die weiteren Vorgänge zu ergründen; eine Aufgabe, die der Mühe um so mehr zu lohnen schien, als bei der phylogenetischen Bedeutung der Cell lineage eine Untersuchung gerade der niedrigst organisierten Annulaten (›Archanneliden‹) in dieser Beziehung wichtige Aufschlüsse versprach.

[1]) l. c. B. [2]) l. c. A. [3]) l. c. B.



Durch die Entdeckung eines Ctenophoren-ähnlichen Nervensystems[1]) war ja für die ursprüngliche Natur dieser Larven ein neuer Hinweis gefunden, der durch die (beim Nordsee-Typus) komplizierten Verhältnisse der Wurmanlage nur scheinbar entkräftet wird. Die größere Einfachheit in der (direkten) Entwicklung solcher Formen, bei denen das pelagische Larvenleben durch Brutpflege und reichliche Dotterversorgung des Eies zurücktritt, kann an sich nicht ursprünglich genannt werden, sobald wir als Ahnenform der gegliederten Tiere zuletzt doch pelagische Organismen postulieren wollen.

Fig. *B.*



Nordseelarve. *a, b* vgl. Fig. *D.*

Im Verlaufe der Untersuchung haben sich nun eine Reihe überraschender Abweichungen von dem bisher Bekannten herausgestellt; und wenn auch das Material durch seine verhältnismäßige Seltenheit und durch die lange Zeit rein äquale Furchung ein schwieriges genannt werden muß, so zeigten sich doch alsbald mehrere wichtige Vorteile desselben:

1) ist das Ei durch den völligen Mangel an Dottersubstanz durchsichtig und liefert trotz seiner relativen Kleinheit außerordentlich klare Bilder, weil die Furchungshöhle geräumig bleibt;

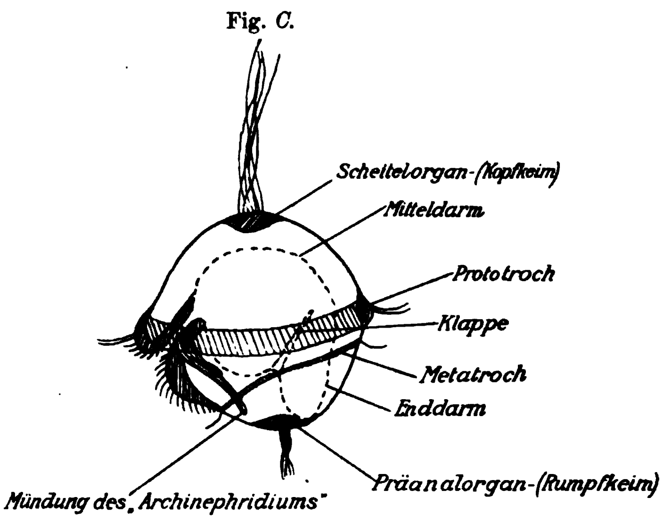
2) plattet es sich nach dem 64-Zellstadium interpolar derartig ab, daß die Blastula aus zwei Parallelplatten (Fig. *H*), der animalen und der vegetativen, besteht, die durch Wimperzellen verbunden sind:

---

1) l. c. A.

3) aber, und das ist das Wichtigste, ergab sich, daß der Ausbau der »formfertigen« Larve (mit dreiteiligem Darm, Nephridien usw.) aus der Blastula-Gastrula nicht wie üblich durch zahlreiche Zellvermehrung stattfindet, sondern nur durch Gestaltänderung und Lageänderung

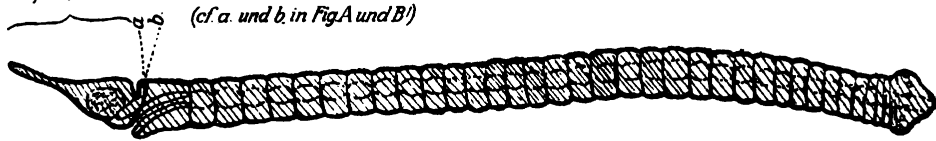
Fig. C.



Gemeinsames Ausgangsstadium des »Nordsee-« und »Mittelmeertypus« der *Polygordius*-Entwicklung.

der bereits in der Blastula vorliegenden Zellen der fünf Quartette sowie der neun Entomeren. Dadurch wird das Verhältnis der Trochophorateile zum Mosaik der Blastula ein absolut klares (s. Fig. 6 und 6*a* [Deckblatt]), denn jede der urprünglichen, funktionierenden Trochophorazellen liegt in der letzteren

Fig. D.



Gemeinsames Endstadium der Entwicklung der »Mittelmeer-« und »Nordseelarve«.

nicht nur potentiell, sondern faktisch bereits da und braucht nur an ihren Ort zu gelangen und die nötige Form anzunehmen. Bei der Organogenese andrer Anneliden haben wir es mit schwer oder gar nicht genau abgrenzbaren Keimbezirken zu tun, die aus den Zellen der Blastula durch zahlreiche Teilungen hervorgegangen sind. Solche Teilungen setzen bei der *Polygordius*-Larve erst geraume Zeit nach der Entstehung der Trochophora wieder ein, nachdem die Ernährung längere Zeit im Gange gewesen ist. Das ist wohl auch die Ursache

der Erscheinung: Die Blastomeren haben bei dem Mangel an Eidotter wohl noch die Fähigkeit, sich selbst gesetzmäßig umzulagern und zu einem freßfähigen Organismus umzubilden, aber sie erlangen die Möglichkeit der weiteren Teilung erst durch Betätigung dieser Fähigkeit, durch Zufuhr neuer Substanz von außen. Besonders interessant ist deshalb die schleunige Fertigstellung der resorbierenden Darmabschnitte aus den 9 Entomeren und 18 Zellen des 5. und 4. Quartetts der Blastula.

Im folgenden soll der Entwicklungsverlauf bis zur formfertigen Trochophora verfolgt werden, d. h. soweit als die Vorgänge für beide Entwicklungstypen (mit Ausnahme einer Teilung, s. S. 388) identisch sind.

Man kann den ganzen Entwicklungsgang der Archanneliden in vier natürliche Abschnitte zerlegen:

I. Furchung bis exkl. Gastrulation.

II. Umbau der »reifen Blastula« zur formfertigen Trochophora (Gastrulation und Bildung der Primärorgane).

[III. Ausbau der Trochophora bis exkl. Metamorphose.

IV. Umbau der »reifen Trochophora« zum Annelid (Metamorphose).]

Dabei entsprechen sich I und III insofern, als in diesen Abschnitten auf Grund fortgesetzter Zellteilungen die eigentliche Weiterbildung des Keims vor sich geht; die Abschnitte II und IV dagegen verändern zwar den Organismus am eingreifendsten, aber lediglich durch »Umbau« des vorhandenen Materials, also ohne Zellvermehrung.

Vorliegende Mitteilung betrifft Abschnitt I und II (mit Ausschluß des 1. Quartetts); die Abschnitte III und IV (für beide Entwicklungsformen stark verschieden) waren Gegenstand der früheren Arbeiten (l. c. A und B). Über den Anfang des III. Abschnitts (Differenzierung des Rumpfkeims inkl. »Mesodermstreifen«) soll hier eine weitere Mitteilung folgen, an die sich später, als 2. Heft meiner Trochophora-Studien, eine erschöpfende Darstellung der Zellgenealogie beider *Polygordius*-Typen anschließen wird.

Abschnitt I: Furchung.

Der erste Teil der Entwicklung läßt sich wiederum in zwei Akte auseinander legen, nämlich:

a) embryonale Furchung bis zum 64-Zellstadium (schwimmende Larve),

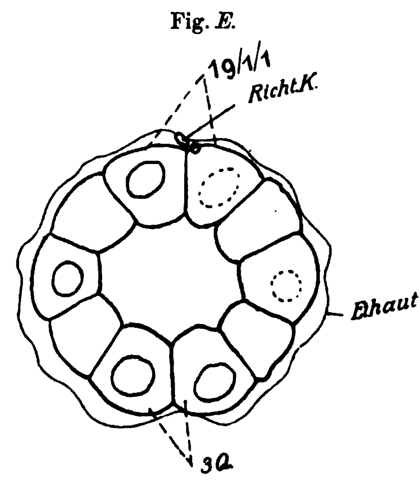
b) larvale Furchung bis zur fertigen Blastula.

Während nämlich die ersten sechs Teilungsschritte (Ei—2—4—8—16—32—64 Zellen) regulär durchgeführt werden, bewirkt die

nun einsetzende Larvenorganisation, daß der **siebente Teilungsschritt** (64—128 Zellen) nicht mehr realisiert wird, weil einige Zellen, die 16 primären Wimperzellen, ungeteilt bleiben und die übrigen Zellen sich in sehr verschiedenem Tempo weiter teilen (vgl. die Tabelle).

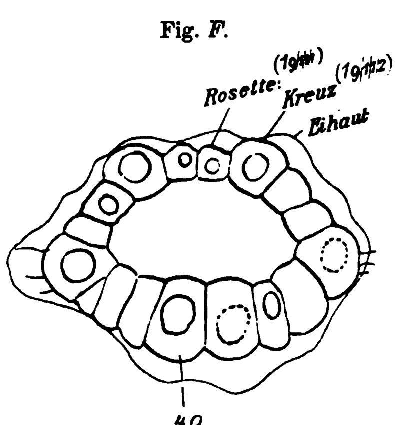
Das gesamte Furchungsbild des *Polygordius*-Eies erhält sein Gepräge durch das Fehlen jedes eigentlichen Dotters, und demzufolge die durchaus äquale Furchung: nicht nur die verschiedenen Quartette sind von gleicher Größe, sondern vor allem ist nicht wie üblich der *d*-Quadrant durch die Größe seiner Zellen ausgezeichnet. Die Furchung folgt zunächst dem Spiraltypus Wilsons, um frühzeitig in die radiäre und endlich die bilaterale Anordnung überzugehen.

Fig. *E.*



Optischer Schnitt durch ein 32-Zellstadium.

Fig. *F.*



Optischer Schnitt durch ein 64-Zellstadium.

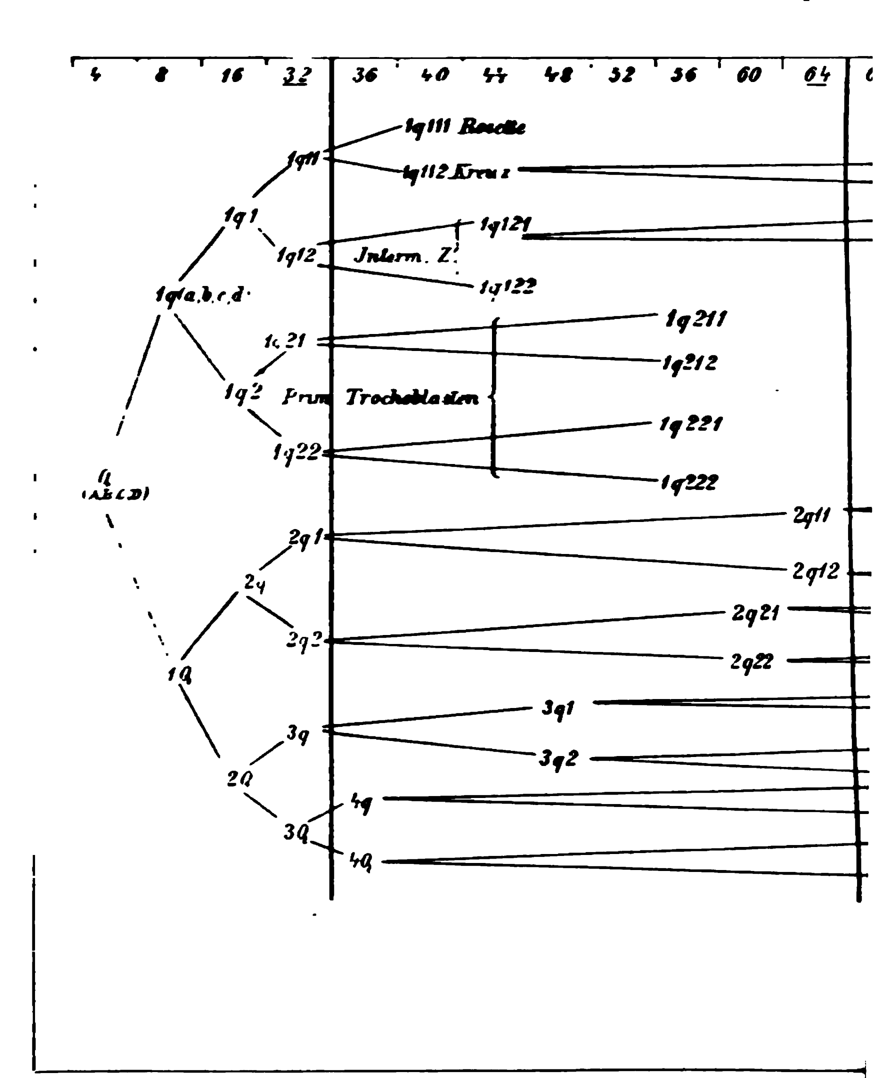
a. Embryonale Furchung.

In der **ersten Entwicklungsperiode** (Ei bis 64 Zellen) finden wir keine prinzipielle Abweichung von der Furchung andrer dotterloser und äqual geteilter Annelideneier, wie sie z. B. von Treadwell für *Podarke*[1]) beschrieben wurde. Die Furchung verläuft zunächst (1—32 Zellen) schematisch nach dem Typus Wilsons, der denn auch diese Furchungsbilder als Beispiel in sein Lehrbuch über die Zelle aufgenommen hat (viel weiter ist die Entwicklung nicht bekannt geworden). Ein optischer Schnitt durch ein solches Stadium zeigt die gleich großen Zellen um eine sphärische Furchungshöhle angeordnet (Fig. *E*). Nur an der Lage der Richtungskörper, die den

[1]) Journal of Morphology. Bd. 17.

Chronologische Tabelle des ersten Abs…

Kapitel I…

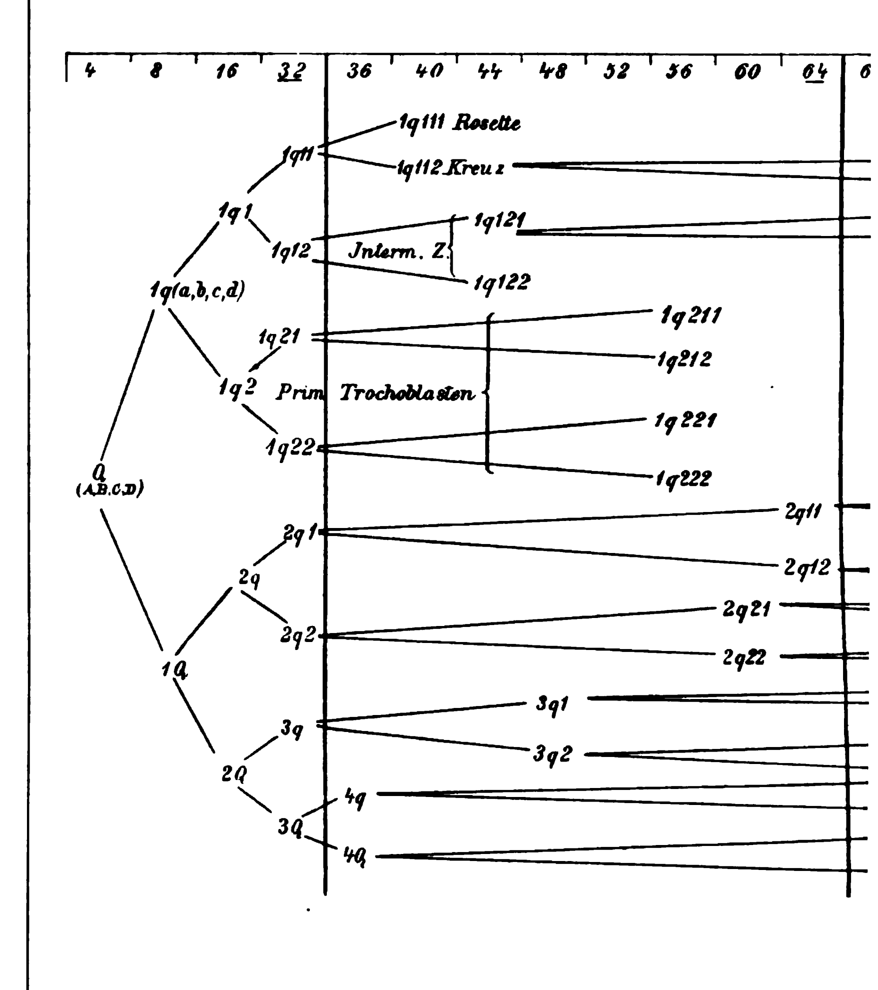


Verlag von W…

der Furchung für alle vier Quadranten.

, Fig. 1–3.)

n in Leipzig.



Verlag von Wil

… der Furchung für alle vier Quadranten.

… Fig. 1—3.)

76 80 84 88 92 96 100 104 108 112

1q1121
1q1122
1q1211
1q1212

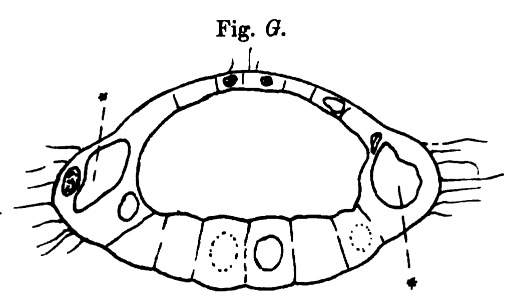
2q111
2q112
2q121
2q122
2q211
2q212
2q221
2q222
3q1/ant
3q1/post

4q/-(4 b/d/dext, 4 a/c/ant)
4q/-(4 b/d/sin, 4 a/c/post)
5q1
5q2
5Q/-(5B/dext, 5 A/C/ant, 5D/1)
5Q/-(5B/sin, 5 A/C/post, 5D/2)

…ann in Leipzig.

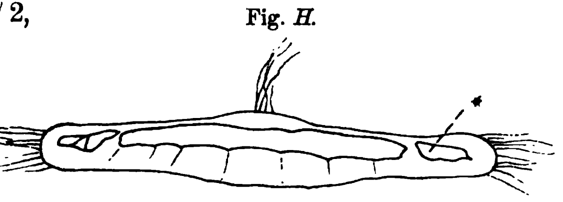
animalen Pol einnehmen, kann man das Ei orientieren. Die acht Teilungen, die in jedem Quadranten vom 32- bis 64-Zellstadium führen, weichen in einiger Hinsicht etwas von *Podarke* ab. Hier werden z. B. die Urwimperzellen früher gebildet (40—48 statt 48—56; vgl. die Tabelle). Ein weiterer Unterschied liegt darin, daß bei *Podarke* die Zelle 2 *d* / 2 / 2, die bei *Polygordius* von besonderer Bedeutung ist, durch ihr Rudimentärwerden das erste Kennzeichen für die Bilateralität abgibt; in unserm Falle ist es die ihr opponierte Zelle 2 *b* / 2 / 2, welche durch ihre Kleinheit als »landmark« auffällt. Ferner beginnt bei *Polygordius* schon jetzt die später so ausgeprägte interpolare Abplattung (Fig. *F—H*), und die Zellen des vegetativen Poles fangen an, die gegenüberliegenden durch ihren radiären Durchmesser erheblich zu überragen.

Fig. *G*.



Optischer Schnitt durch eine Blastula von 76 Zellen. * Safträume in den Wimperzellen.

Fig. *H*.



Optischer Schnitt durch eine Blastula von etwa 112 Zellen (nach dem Leben). * Safträume in den Wimperzellen.

b. Larvale Furchung.

1. 64—112 Zellen (bis zum Aufhören der für alle Quadranten einheitlichen Teilungen)[1].

Die Reihenfolge der nächsten Teilungen ist aus der beigegebenen Tabelle abzulesen. Während bei *Podarke* die Bilaterie bei der jetzt eintretenden vorzeitigen Teilung von 4 *d* weiter bekräftigt wird, folgt bei *Polygordius* zunächst die Bildung des 5. Quartetts durch eine in allen Quadranten gleichmäßige äquale dexiotrope Zellteilung (Fig. 2). Die Anordnung der Zellen (Fig. 3) wird jetzt eine ausgesprochen radiäre, so daß man, zumal die Larve durch Wachstum der Wimperzellen die Form einer viereckigen Münze annimmt, ein recht über-

[1]) Bis hierher reicht die Tabelle.

sichtliches Bild gewinnt. Wir wollen die diagonal gelegenen Zellen als radiale bezeichnen, es sind die Zellen des 3. und 5. Quartetts. Interradial liegen dann die Zellen des 2. und 4. Quartetts sowie die Entomeren 5 *A* usw. Der wichtigste Unterschied zwischen den radialen und interradialen Zellen ist der, daß erstere, in die Gruppen *A B* und *C D* geschieden, sich verschieden weiter entwickeln, während die letzteren entwicklungsgeschichtlich in die Gruppen *A B C* und *D* zerfallen.

Es folgen Teilungen im 3. und 1. Quartett (Kreuzarme); darauf erst die bei *Podarke* bereits für 4 *d* antizipierte Teilung des ganzen 4. Quartetts, bei der nur manchmal 4 *d* etwas vorangeht. Ein bemerkenswerter Hinweis auf die Bilaterie findet sich jedoch nunmehr in der Teilung von 4 *a* und 4 *c*, die in gleicher Weise inäqual und außerdem oft schräg (aber nicht spiral, sondern bilateral schräg) verlaufen (s. Fig. 3—6). 4 *d* und 4 *b* werden bilateral und äqual geteilt.

Weitere Benennung der Furchungszellen.

Bisher ließ sich ohne Schwierigkeiten die bequeme Benennung der amerikanischen Autoren (zuletzt von Treadwell modifiziert) anwenden, wonach jedes Quartett[1]) seine Zahl als Vorzeichen (**2** *d*, **4** *d*) und jede neue Zelle einen neuen Exponenten 1 oder 2 erhält (2 *d* zerfällt in 2 *d* / **1** und 2 *d* / **2**), je nachdem sie dem oberen oder dem unteren Pol näher liegt als die Schwesterzelle. Dieselben Exponenten galten dann bei der Äquatorebene parallel gerichteten Mitosen auch für rechts und links zur Medianebene gelegene Zellen. Schon dadurch erhielten entsprechende Zellen verschiedene Formeln (3 *d* / 2 / 1 rechts entspricht bei Treadwell 3 *c* / 1 / 2 links, bei unsrer Larve würden danach z. B. 3 *d* / 2 / 2 / 2 / 1 und 3 *c* / 2 / 1 / 1 / 2 als Nephridioblasten sich entsprechen). Für die *Polygordius*-Larve wächst die Schwierigkeit und Undeutlichkeit erheblich dadurch, daß zahlreiche, der Äquatorebene **und** der Medianebene parallel gerichtete Furchungen vorkommen, für die der Exponent 1 und 2 also eine dritte Lesart notwendig machen würde. Da nun manche späteren Teilungen noch dazu in ihrer Einstellung etwas schwanken, und z. B. eine Entscheidung unmöglich machen, ob die Richtung nach vorn oder nach rechts oder nach unten überwiegt und den Exponenten bestimmt, so ist es das beste, die kurze Bezeichnung 1 und 2 ausschließlich für oben (animaler) und unten (vegetativer Pol) zu reservieren und im übrigen deutliche Abkürzungen wie ant, post, dext, sin, maj, min in die Formel einzusetzen. Dadurch erhalten auch entsprechende Zellen mehrerer Quadranten entsprechende Formeln und können zusammen erwähnt werden, z. B. $4 {a \atop c}$ / maj. Die zwei Abkommen einer Zelle

[1]) Das Nomenklatur-Prinzip der Quartette wurde beibehalten, obwohl es eigentlich darin besteht, daß von den vier großen Zellen des vegetativen Pols eines 8-Zellners weitere Quartette von Kleinzellen abgegeben werden, die ebenso wie das erste Quartett (oberer Pol des 8-Zellners) nur als abgetrennte Teile der großen Entomeren erscheinen.



kann man zusammen nennen als z. B. $4\,d$ / — für $4\,d$ / dext und $4\,d$ / sin; die vier Enkelzellen als $4\,d$ / — / — oder in diesem Beispiel als $4\,d$ / — / maj und $4\,d$ / — / min. Die entsprechenden Zellen aller vier Quadranten können unter der Bezeichnung q zusammengefaßt werden.

Nach dieser Bezeichnungsweise zerfällt demnach (vgl. Fig. 3 und 4) $4\,b$ in $4\,b$ / dext und $4\,b$ / sin, $4\,a$ in $4\,a$ / ant (maj) und $4\,a$ / post (min), endlich $4\,d$ in $4\,d$ / dext und $4\,d$ / sin.

Darauf folgen (nach einer Teilung im 1. Quartett) vier Teilungen im 2. Quartett, dessen 4 mal 4 Zellen jetzt auf je 8 vermehrt werden, und zwar erfolgen die Teilungen nach einem kombinierten spiralradiären Furchungstypus (s. Fig. 3). Die typische Reihenfolge ist $2\,q\,/\,2\,/\,2$, $2\,q\,/\,2\,/\,1$, $2\,q\,/\,1\,/\,2$, $2\,q\,/\,1\,/\,1$, doch kommen Abweichungen vor.

Die nächste Teilung betrifft das 5. Quartett, dessen genau radiale Lage oben erwähnt wurde. Dementsprechend ist die Teilung der vier Zellen genau radiär gerichtet, d. h. die Teilungsebenen stehen tangential. Beinahe gleichzeitig teilen sich die gleichfalls radial gelegenen $3\,q\,/\,1$ in genau tangentialer Richtung, also senkrecht zu den vorigen.

Das Resultat dieser Vorgänge ist eine Sternfigur auf der vegetativen Fläche der Larve, welche mit der bekannten Figuration von Rosette und Kreuz auf dem animalen Pol viel Ähnlichkeit hat (vgl. Fig. 3 mit Fig. 1).

Die jetzt zum schärfsten Ausdruck gelangte radiäre Orientierung wird aber von der nächsten Teilung im Bereich des vegetativen Pols zerstört, indem die vier rautenförmig angeordneten Entomeren in rein bilateralem Sinne gefurcht werden. Die Produkte dieser Teilung liefern direkt die dorsalen und Seitenteile des Mittel- und Enddarmes, und diese Bestimmung erhält in der auffallenden Art der Furchung ihren deutlichen Ausdruck (Fig. 3 und 4). $5\,B$ zerfällt in $5\,B$ / dext und $5\,B$ / sin (vordere Decke des Mitteldarmes); $5\,\frac{A}{C}$ werden in $5\,\frac{A}{C}$ / ant und / post (min)[1] zerlegt (mittlere Decke und »Klappe« des Mitteldarmes); die hintere Zelle $5\,D$ endlich zerfällt durch rein meridional gerichtete Teilung in $5\,D\,/\,2$ (min) und $5\,D\,/\,1$ (maj). (Nach einer weiteren Teilung der letzteren liefern die drei Zellen die Dorsalwand des hinteren Mittel- und des Enddarmes.)

Von jetzt an verlaufen die Furchungen häufig synchron und in etwas schwankender Reihenfolge, vor allem aber nicht mehr in allen Quadranten gleichmäßig, es sollen deshalb und auch der Übersicht-

[1]) Wie $4\,\frac{c}{a}$ / min können auch diese Kleinzellen nach hinten außen gerichtet sein (Fig. 4).

lichkeit wegen die Quartette getrennt weiter behandelt werden. Die einheitliche, chronologische Tabelle konnte daher nicht weiter als bis hierher (112 Zellen) geführt werden.

2. Weiterentwicklung der Quartette bis zur fertigen Blastula.

Das 1. Quartett bildet, in der üblichen Weise in Rosette, Kreuz, Intermediärzellen und Trochoblasten zerlegt, die gesamte obere Fläche und die radialen Randteile der jetzt stark abgeplatteten Larve. Seine Geschichte, die in der Bildung des Kopfkeims kulminiert, bildet ein Kapitel für sich, das uns hier nicht beschäftigen soll.

Das 2. Quartett verließen wir auf dem Stadium von 8 Zellen in jedem Quadranten, die interradial gelegen, alternierend mit den radialen $3\,q\,/\,—\,/\,—$, die Verbindung zwischen dem Äquator und der verdickten, aus $4\,q\,/\,—$, $5\,q\,/\,—$ und $5\,Q\,/\,—$ gebildeten Polscheibe (Darm-Rumpfkeim-Anlage) herstellen.

Am wichtigsten ist das Schicksal der dieser Anlage benachbarten Zellen $2\,q\,/\,2\,/\,2\,/\,2$ und $2\,q\,/\,2\,/\,2\,/\,1$.

Beide Zellen werden im *a*-, *b*- und *c*-Quadrant alsbald wieder geteilt, während in *d* keine weitere Teilung vor Fertigstellung der Trochophora erfolgt. Hier sind sie an der Bildung des Rumpfkeims beteiligt, in den andern drei Quadranten sind sie Schlundbildner.

Zuerst zerfallen die seitlichen $2\,\frac{a}{c}\,/\,2\,/\,2\,/\,2$ in eine vordere Groß- und eine hintere Kleinzelle. Dann folgen daneben $2\,\frac{a}{c}\,/2/2/1$, die umgekehrt in $2\,\frac{a}{c}\,/\,2\,/\,2\,/\,1$ / ant (min) und / post (maj) zerlegt werden (Fig. 5). $2\,b\,/2/2/1$ furcht sich dann genau radiär und äqual und endlich $2\,b\,/\,2\,/\,2\,/\,2$ ebenfalls äqual, aber tangential (Fig. 5 und 6). Die letztere Teilung erfolgt häufig erst in der Trochophora.

Das 3. Quartett erleidet, seiner radialen Lage entsprechend, eine verschiedene Ausbildung in *b* und *a* (vorn) und *c* und *d* (hinten). Ungeteilt bleiben während der uns beschäftigenden Periode die durch tangentiale Teilungen entstandenen acht Zellen $3\,q\,/\,1\,/\,—$, sie werden abgeflacht und breit (Fig. 4 usw.); ihr Schicksal in *d* und *c* wird uns noch beschäftigen.

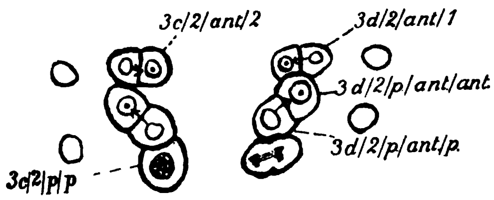
Eine einmalige Teilung machen durch die vier Zellen $3\,\frac{a}{b}\,/\,2$ / ant und / post, sie verläuft in radiärer Richtung und liefert vier äußere Groß- und vier innere Kleinzellen (Fig. 4). Die Großzellen werden Stomatoblasten, die Kleinzellen sinken ein und liegen als Mesenchymbildner an der Dorsalfläche des Larvenschlundes (Fig. 9, 12).

Ganz anders ist der Verlauf in den beiden hinteren Quadranten *d* und *c*, die sich ebenfalls unter sich zunächst ganz gleich verhalten (Textfig. *J a—c*).

Es teilen sich zuerst $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{post}$ in tangentialer Richtung in $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{post}/\mathrm{ant}$ (maj) und $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{post}/\mathrm{post}$ (min), sodann $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{ant}$ in radiärer Richtung in $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{ant}/1$ und $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{ant}/2$. Ein anfänglicher Größenunterschied (1 = maj) gleicht sich alsbald aus.

Dieses vordere Zellenpaar bleibt nur ungeteilt und geht in die Bildung des Schlundes ein; das hintere Zellenpaar dagegen unterliegt noch je einer Teilung, so daß schließlich jederseits vier Zellen daraus hervorgehen: zuerst zerfallen $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{post}/\mathrm{ant}$ in nochmals tangentialer Richtung in gleich große Tochterzellen, sodann werden $3\frac{c}{d}/2/\mathrm{post}/\mathrm{post}$ ebenfalls äqual geteilt. Die letztere Teilung fällt sehr oft schon in die Zeit der Gastrulation; ihre Produkte liefern die »Archinephridien«[1]) der Trochophora (siehe

Fig. J.



Die Entstehung der je 6 Derivate von $3c/2$ und $3d/2$. Die Zellen sind in ihrem natürlichen Lageverhältnis (mit dem vorderen Rand nach oben) gezeichnet. Vgl. *a* mit Fig. 3, *b* mit Fig. 5, *c* mit Fig. 6. Fortsetzung siehe Fig. *K*.

[1]) Diese ursprünglich zweizelligen Nephridien (Fig. 11, 12) bilden das erste, bei beiden Larven gleichartige Exkretionsorgan. Sie werden dann von den bereits durch HATSCHEK und FRAIPONT (Mittelmeerlarve) und mich (Nordseelarve) beschriebenen Protonephridien abgelöst, die für beide Typen grundverschieden sind (Fig. *A* und *B*), und endlich (3.) durch die wiederum gleichartigen Annelid-Metanephridien ersetzt. Die neu entdeckte erste Generation bedarf einer besonderen Bezeichnung.

Anmerkung und S. 394). Sie entsprechen bemerkenswerterweise den Zellen »$3c/2/1/2$« und »$3d/2/2/2$«, welche von TREADWELL und TORREY[1]) als Bildner des »larval mesenchym« für *Podarke* und *Thalassema* beschrieben wurden. In unserm Falle ist es nicht ganz leicht, ihnen eine bestimmte Formel zu geben, weil sie in inkonstanter Richtung entstehen; doch läßt sich, wenn die Teilung noch im Blastulastadium erfolgt, eine tangentiale Richtung als die Regel konstatieren; die so entstehende Zelle $3\frac{c}{d}/2/\text{post}/\text{post}/\text{ant}$ liegt auch bei der Trochophora mundwärts und geht beim Einwandern ins Blastocöl voran (s. S. 394, Fig. 10).

Die Zellen $3d/2$ und $3c/2$ ergeben also je sechs Zellen: vorn ein Paar Enkelzellen (Stomatoblasten), dann ein Paar Urenkelzellen, deren vordere in den Rumpfkeim eintritt, während die zunächst hinten liegende das Hyposphärenepithel vor dem Rumpfkeim aufbaut; endlich zu hinterst ein zweites Paar Urenkelzellen (Archinephridioblasten).

Das 4. Quartett (4mal 2 Zellen) zeigt nur in d eine weitere Teilung; die drei andern Quadranten folgen erst bei über eine Woche alten Trochophoren nach. Die Zellen $4d/\text{dext}$ und $4d/\text{sin}$ geben nach hinten und außen je eine Kleinzelle ab, die neben die hinteren Nephridioblasten zu liegen kommen (Fig. 5).

Das 5. Quartett gleicht dem dritten in dem verschiedenen Verhalten der beiden vorderen von den hinteren Quadranten d und c.

Die beiden großen vorderen Zellen jederseits sind Mitteldarmbildner (Seitenwände), wobei die Zellen $5\frac{a}{b}/2$ sich alsbald dadurch bemerklich machen, daß aus ihnen die von mir früher beschriebenen dunklen »Amöbenzellen« des Darmes hervorgehen, deren Bedeutung vor allem in der Restauration des metamorphosierten Mitteldarmes beruht (Trochophora-Studien I. S. 69).

Hier findet sich der erste, noch unwesentliche Unterschied der Nordsee- von der Mittelmeerlarve, indem jene Zellen nur bei der ersteren bereits während der Gastrulation resp. Trochophorabildung sich teilen, was sich bei der Größe dieser Elemente durch den stärkeren Umfang des Mitteldarmes dieser Larve deutlich bemerkbar macht.

[1]) Anatom. Anzeiger. Bd. 21. S. 247. Es ist nicht unmöglich, daß es sich auch hier um Nephridien handelt. Die Untersuchung geschah an konserviertem Material, an solchem sieht man auch bei *Polygordius* nur zwei »Mesenchym«-Stränge. — Typische »Archinephridien« sah ich auch bei gezüchteten *Pomatoceros*-Larven; dieselben sind demnach kein Sonderbesitz der Archanneliden!

An den vier Zellen $5\frac{a}{b}/—$ fällt weiterhin eine Lageverschiebung noch vor der Gastrulation auf, die sie aus der zunächst rein radialen (vom Pol aus divergierenden) in eine parallel-symmetrische und schließlich polwärts divergierende Stellung bringt. Der Anlaß dieser Bauplanänderung im bilateralen Sinne ist die stärkere Vermehrung im Bereich des 3. und 5. Quartetts der beiden hinteren Quadranten d und c (nicht, wie sonst üblich, in »$2\,d = X$«). Dadurch werden zunächst seitlich die Zellbezirke des 2. Quartetts in a und c nach vorn gedrückt, die nun ihrerseits einen Druck in der Richtung nach dem späteren Urmunde ausüben. Dieser zieht ja auch alsbald einen großen Teil der vegetativen Platte zur Bildung des Oesophagus und Stoma in sich hinein (s. Fig. 6—11).

Auch in $5\,c/2/—$ und $5\,d/2/—$ ist die stärkere Vermehrung gegenüber den vorderen Quadranten auffällig. Jede der vier Zellen teilt sich, $5\frac{c}{d}/2$ geben eine Kleinzelle nach vorn innen, $5\frac{c}{d}/1$ eine ebensolche nach hinten außen ab. Erstere tritt in Berührung mit den Kleinzellen der Entomeren B, C, D; es entsteht ein sehr charakteristisches doppeltes Querband von im ganzen acht (mit $4\frac{a}{c}/\text{min}$) kleinen Zellen; $5\frac{c}{d}/1/1\,(\text{min})$ treten zu den Nephridioblasten und $4\,d/—/\text{min}$ (Fig. 6).

Die acht Entomeren. Ich habe vermieden, von einem 6. Quartett zu sprechen, weil die Zellen $5\,A$ bis $5\,D$ in so sehr ungleichartiger Weise zerlegt werden (siehe S. 385 und S. 401). Wie sehr wir es hier mit einer rein bilateralen Anlage zu tun haben, illustriert weiter die Tatsache, daß die einzige Mitose, die vor Fertigstellung der Trochophora noch stattfindet, $5\,D/1\,(\text{maj})$ in der Medianrichtung teilt, wodurch die Anlage der dorsalen Darmteile verlängert wird. Es entsteht eine vordere Kleinzelle, die das eben erwähnte Querband vervollständigt. —

Damit ist die Topographie der flachen Unterseite unsrer Blastula vollendet, soweit sie die aus dickeren Zellen gebildete Scheibe betrifft, welche Darm, Nephridien und Rumpfkeim unmittelbar aus sich heraus modelliert; weitere Teilungen sind nicht eher wieder zu registrieren, als bis das Gastrulastadium erreicht und überwunden ist, und die daraus hervorgehende Trochophora mehrere Tage lang Nährstoffe aufgenommen hat.

Die Zusammensetzung dieser verdickten vegetativen Polscheibe der »reifen« Blastula ist folgende:

Entomeren $(5\,\frac{\overset{A}{B}}{C}/—,\ 5\,D/—/—/—)$:
9 Zellen

5. Quartett $(5\,\frac{a}{b}/—,\ 5\,\frac{c}{d}/—/—/—)$:
12 Zellen (bei der Nordseelarve 14)

4. Quartett $(4\,\frac{\overset{a}{b}}{c}/—,\ 4\,d/—/—/—)$:
10 Zellen

3. Quartett $(3\,\frac{a}{b}/2/—,—,\ 3\,\frac{c}{d}/2/—/—/—)$:
20 Zellen

2. Quartett $(2\,\frac{\overset{a}{b}}{c}/2/2/—/—,\ 2\,d/2/2/—)$:
14 Zellen

65 Zellen (bei der Nordseelarve 67)

Dazu kommt noch die dünnzellige Umgebung dieser Polscheibe, bestehend aus weiteren . . . . 26 bis 30 - des 2. Quartetts
und endlich . . . . 8 - des 3. Quartetts $(3\,q/1/—)$,
so daß die Gesamtheit der vegetativen Blastulahälfte etwa 103 Zellen ausmacht.

Abschnitt II: Umbau der Blastula zur Gastrula und formfertigen Trochophora.

Beide Vorgänge gehen ohne Grenze ineinander über und sind gemeinsam charakterisiert durch das Fehlen der Zellteilungen während ihres Verlaufes.

a. Die Gastrulation (s. Textfig. *L* und Fig. 6 und 7)

wird bei der blattartig abgeflachten Larve eingeleitet durch ein Einsinken des in den Kleinzellen $5\,D/2$ und $5\,D/1/2$ gegebenen Zentrums und durch gleichzeitiges Vorwachsen der großen Zellen $4\,\frac{a}{c}/$ maj nach der Medianlinie zu. Ihnen schließen sich die Zellen $5\,\frac{a}{b}/—,\ 5\,\frac{c}{d}/—/—$ an, so daß jederseits neben den jetzt sämtlich einsinkenden neun Entomeren eine Längskolonne gebildet wird (Fig. 7). Die so entstehende Gastrulationsrinne wird durch die Paare $4\,b/—$ vorn und $4\,d/—/$ maj hinten abgeschlossen.

Da diese beiden Zellpaare einerseits den Anfang des Mitteldarmes, anderseits den larvalen Abschluß des Enddarmes liefern, so bedeutet

diese Rinne, daß der primäre Blastoporus der ventralen Medianlinie des gesamten Mittel- und Enddarmes entspricht, ein Befund, auf dessen theoretische Bedeutung zurückzukommen sein wird.

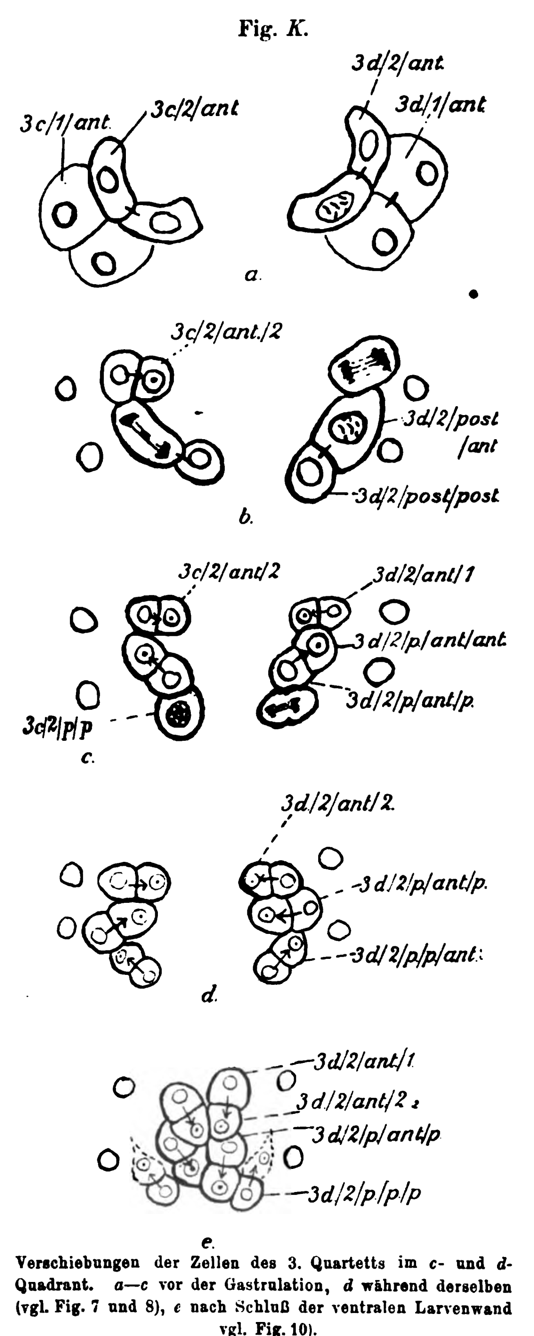
Durch weitere Annäherung von $4\,a$ / maj und $4\,c$ / maj erhält die Gastrulationsrinne alsbald Sanduhrform (Fig. 7); nach Vereinigung beider Zellen wird der Blastoporus in zwei getrennte Teile geteilt. Die vordere Öffnung können wir als Prostoma bezeichnen, sie persistiert zeitlebens als Mitteldarmeingang (Fig. 12), die hintere Öffnung[1] bleibt nicht als After bestehen, sondern schließt sich binnen kurzem dadurch, daß die vier Zellen $5\frac{c}{d}$ / 1 / 2 (maj) und $5\frac{c}{d}$ / 1 / 1 (min) sich zur Vorderwand des Enddarmes vereinigen, der mit seinem zunächst blinden Ende mit $4\,d$ / — / maj in Berührung bleibt (Fig. 7—9).

b. Verschluß der ventralen Larvenwand.

Noch bevor diese Vereinigung erfolgt, geschieht etwas Merkwürdiges: jederseits der geschilderten Blastoporusrinne hat sich eine zweite Zellkolonne erhoben, die ebenfalls nach innen zu, und zwar über die einsinkenden Blastoporusränder hinweg, zusammenstreben (Fig. 7). Es sind, von vorn nach hinten gezählt, die Zellen $2\frac{a}{c}$ / 2 / 2 / 2 / ant (maj) und / post (min), dann $3\frac{c}{d}$ / 2 / ant / 2 und endlich $3\frac{c}{d}$ / 2 / post / ant / ant. Diese letzteren Zellen haben, seit wir sie bei ihrer Bildung betrachteten, eine eigentümliche Drehung gemacht, deren Verlauf aus umstehender Skizze Fig. *K* und Fig. 6—8 erhellt.

Während nun der eigentliche, innere Blastoporus sich im Bereich der Zellen $5\frac{a}{b}$ / 2, $4\frac{a}{c}$ / maj und $5\frac{c}{d}$ / 1 / — schließt, treffen diese »äußeren Längskolonnen« in der Medianebene über der Schlußlinie zusammen, zuerst $3\frac{c}{d}$ / 2 / ant / 2, dann das kleine Zellpaar vor ihnen $2\frac{a}{c}$ / 2 / 2 / 2 / post (min), endlich die hinter ihnen gelegenen Zellen $3\frac{c}{d}$ / 2 / post / ant / ant. Die Großzellen $2\frac{a}{c}$ / 2 / 2 / 2 / ant treffen sich nicht, sondern bleiben als Seitenzellen des Oesophagus getrennt. In ihnen findet, während sie einsinken, die einzige, stets während dieses Entwicklungsabschnittes verlaufende Mitose statt (Fig. 8, 9).

[1] Solange sie geöffnet ist, gibt es ein Bild, das auffallend an die phylogenetische Vorstellung erinnert, die man sich von der Sonderung einer schlitzförmigen Urdarmöffnung in Mund und After machen kann. Der Anlaß der Einschnürung würde in der Lokalisierung der Nahrungszu- und abfuhr gegeben sein, wie sie sich auch bei einer kriechenden *Lampetia* etwa ausbilden muß. Die *Polygordius*-Larve ist auf diesem Stadium abgeplattet, wie es auch jene (Ctenoplana-Turbellarien-artige?) Übergangsform gewesen sein muß.



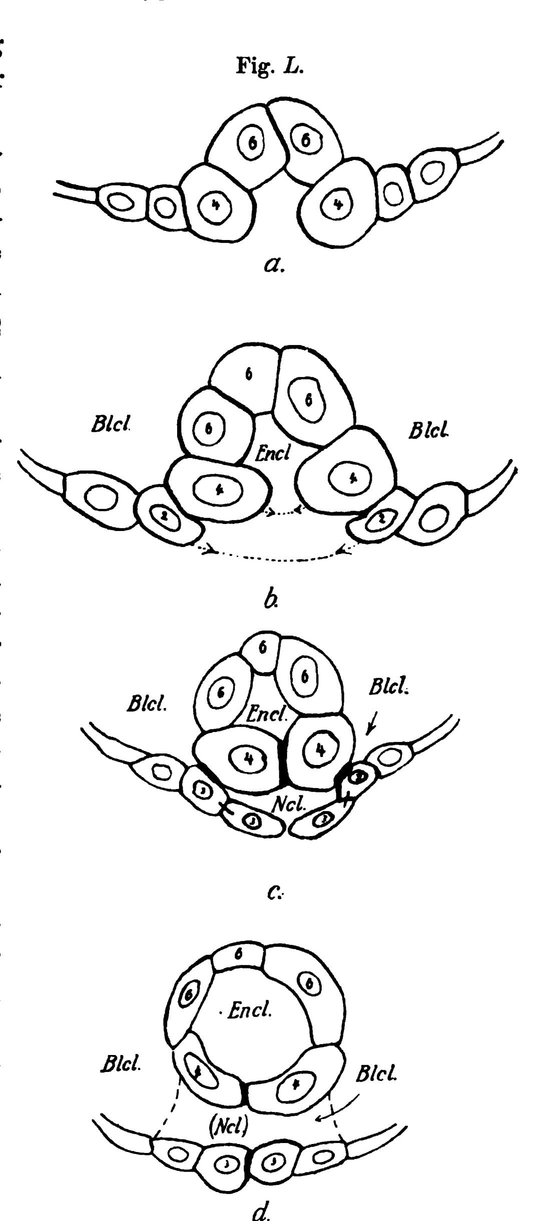
Verschiebungen der Zellen des 3. Quartetts im *c*- und *d*-Quadrant. *a—c* vor der Gastrulation, *d* während derselben (vgl. Fig. 7 und 8), *e* nach Schluß der ventralen Larvenwand vgl. Fig. 10).

Die Teilung ist bemerkenswert, weil aus diesen Seitenzellen des Schlundes die taschenförmigen Mundkeime des Wurmes hervorgehen (Trochoph.-Studien I. S. 62).

Am wichtigsten ist aber das Verhalten der Zellen des 3. Quartetts, die über dem einsinkenden Enddarmteil des Blastoporus eine neue Wandung herstellen. Zwischen dieser Wandung und dem einsinkenden Darm (von $4\frac{a}{c}$/maj an) entsteht ein besonderer Raum, der zwar alsbald, wenn der Darmkanal sich von der Larvenwand abhebt, mit dem Blastocöl verschmilzt, aber zunächst für sich abgeschlossen ist (Fig. *L*). Es würde sonst das Blastocöl vorübergehend mit der Außenwelt kommunizieren, ein Verhalten, das merkwürdigerweise vorkommt, aber wohl nur bei anormalen Larven. Immerhin wurde eine Loslösung des Entodermschlauchs *vor* Schluß des $3\frac{c}{d}$-Daches in der Tat einige Male beobachtet. Diese Höhlung zwischen »innerem« und »äußerem« Blastoporus,

die bei der Entfaltung des Rumpfkeims und der Bildung des »anus larvae« (Trochophora-Studien I. S. 13) eine Rolle spielt, möge vorläufig als »Neocöl« bezeichnet werden. Die Wandung über ihr wird geschlossen, wenn $3\frac{c}{d}$ / 2 / post / ant / ant von vorn her sich mit 4 *d* / — / maj zum Rumpfkeim vereinigen. Dazu müssen diese Zellen im ganzen eine Drehung von über 180 Grad ausführen (Fig. 6—10 und *K*), so daß ihre Schwesterzellen (/ post) nunmehr vor ihnen liegen (ventrale Hyposphäre). Das vordere Zellpaar 3 *d* / 2 / ant / — schwenkt im rechten Winkel ein (Fig. 8 und 10), um in der Bildung der voluminösen »Unterlippe« des Larvenmundes aufzugehen. Jetzt erst tritt hier ein Unterschied im *c*- und *d*-Quadrant zutage, indem die Rumpfkeimzelle des ersteren etwas vor die des letzteren rückt. Vor allem aber bildet sich auf 3 *d* / 2 / post / ant / ant ein

Fig. *L*.



Optische Frontalschnitte im Bereich der Zellen $4\frac{a}{c}$ / maj während und nach der Gastrulation. *a* erstes Stadium der Gastrulationsrinne. *b* kurz vor Vereinigung der Zellen $4\frac{a}{c}$ / maj (vgl. Fig. 7). Die neben diesen Zellen gelegenen $2\frac{c}{a}$/2/2/2/post gehören den »äußeren Längskolonnen« (S. 391) an, die unterhalb des Darmverschlusses zusammenstreben. *c* Darm geschlossen, Larvenwand im Bereich der Zellen $4\frac{a}{c}$/maj, neben denen jetzt $3\frac{c}{d}$-Zellen liegen, noch nicht ganz (vgl. Fig. 8). *Ncl* »Neocöl«, *Blcl* Blastocöl, *Encl* Enterocöl. *d* der Darm hat sich von der geschlossenen Larvenwandung abgehoben. Blastocöl und Neocöl vereinigt.

Wimperbüschel aus (Fig. 11, 12), welches bis zuletzt das Zentrum des Rumpfkeims bildet, ebenso wie der Kopfkeim sich um ein ähnliches Organ der Scheitelplatte gruppiert. Der Wimperschopf, aus einem dichten Kranze langer und feiner Cilien gebildet, liegt stets rechts neben dem halbmondförmigen, excentrischen Kern (Fig. 11).

c. Bildung der Archinephridien.

Den auffallendsten morphologisch-histologischen Unterschied zwischen dem Nordsee- und dem Mittelmeertypus der *Polygordius*-Larve bieten ihre (Proto-) Nephridien dar. Bei der HATSCHEKschen Form findet sich jederseits ein zweischenkliger Kanal, der in zwei Gruppen von einzelligen, mit mehreren »Nephridialtuben«[1]) besetzten Köpfchen endet. Die vordere Gruppe ist dem senkrecht das Blastocöl durchsetzenden Rückziehmuskel der Scheitelplatte frei angeheftet, die hintere liegt seitlich der Rumpfansatzlinie auf (Fig. *A*). Die Nordseelarve besitzt, der ventralen Hyposphäre angeheftet, zwei »Hauptnephridien«: eiförmige Köpfchen mit ebensoviel Tuben als Kernen. Außerdem liegen zwei bandförmige, aus sehr zahlreichen Zellen bestehende »Seitennephridien« auf der Kante der ersten Rumpffalte (Fig. *B*).

Trotzdem besitzen beide Larven als ganz junge Trochophoren genau identische Exkretionsorgane, die »Archinephridien«, ebenso wie die später resultierenden Anneliden gleichgebaute Metanephridien aufweisen.

Wie erwähnt, sind es die beiden Zellpaare $3\frac{c}{d}$ / 2 / post / — (Fig. *K*, 10), welche in die Tiefe rücken. Zunächst dringt gleich nach vollendetem Abschluß der Bauchwandung von der vorderen Zelle jederseits ein dünner Fortsatz in das Blastocöl und heftet sich an den Schlundseiten an. Ähnlich wie der Zellleib eines Rhizopoden seinem fixierten Pseudopodium folgt, gelangt die Zelle selbst (an dem vorgestreckten Fortsatz »gleitend«) an ihren Bestimmungsort, den Schlund, und zieht dabei die Schwesterzelle nach, die nun zu ihrem strangförmigen Ausführgange wird. Gleichzeitig fast tritt eine kräftige, nach außen gerichtete Wimperung im Innern der beiden Zellen auf[2]); der äußerst feine Exkretionsporus liegt jederseits am Vorderrand der bandartig verlängerten Zellen 4 d / — / min, welche

[1]) l. c. A. vgl. »Solenocyten« (GOODRICH).

[2]) Die beiden Archinephridien sind meist alternierend in Tätigkeit; der dünne, einzellige Strang gerät dabei in schütternde Bewegung.

die Verbindung zwischen den oft weit seitlich abgerückten Nephridialzellen und den Zellen des präanalen Rumpfkeims herstellen (Fig. 11). Bei der späteren Weiterentwicklung zu den Protonephridien der Larve werden wir zunächst dieses Zellpaar beteiligt sehen.

d. Bildung des Stomodäums.

Der breit schlitzförmige Mund der ausgebildeten Larven geht sowohl in das äußere Epithel (des Intertrochalraums) als auch in den Schlund allmählich über, so daß man kaum eine scharfe Grenze zwischen Stomatoblasten und Oesophagoblasten (Eisig) ziehen kann. In ziemlich schnellem Tempo sinkt der als Prostoma zu bezeichnende Blastoporusrest ein, indem er trichterförmig die umliegenden und zum Teil weit abliegenden Zellen nach sich zieht. Es sind das: die (je zwei) großen Zellen des 3. Quartetts in a und b[1]), die (je vier) Descendenten von $2\,b/2/2$, $2\,a/2/2$ und $2\,c/2/2$, ferner die vorderen Zellen der Paare $3\,\frac{c}{d}/1/$—, endlich, wie bereits erwähnt, die Zellpaare $3\,\frac{c}{d}/2$ $/$ ant $/$ — (vgl. Fig. 8—10).

Diese sechs Angehörigen des 3. Quartetts stellen hauptsächlich die polsterartige, wimpernde »Unterlippe« des Larvenmundes her (s. Fig. 6 b).

e. Bildung des Mittel- und Enddarmes.

Die fertige Darmplatte der Blastula wurde oben beschrieben, es sind 9 Abkömmlinge der 4 Entomeren $5\,Q$, 6 Zellen $4\,\begin{smallmatrix}a\\b\\c\end{smallmatrix}/$— und 12, bzw. bei der Nordseelarve 14 Zellen $5\,q/—/—$, insgesamt also 27 (29) »Entodermzellen«, die sich nun ohne weitere Teilung in den Darm umwandeln.

Wir haben auch die Darmbildung bis zum Schluß der Blastoporusrinne verfolgt und gesehen, daß der vorn offen bleibende Darmschlauch begann, sich von der neuentstandenen Ventralfläche der Larve loszulösen.

Die miteinander verlötenden Entodermzellen sind: vorn, das Prostoma umfassend, $5\,\frac{a}{b}/2$[2]), dahinter $4\,\frac{a}{c}/$ maj, während die zugehörigen Kleinzellen dorsad aufrücken, dann $5\,\frac{c}{d}/1/2$ (maj) und endlich $5\,\frac{c}{d}/1/1$ (min).

[1]) Die zugehörigen Kleinzellen bilden Mesenchym (s. S. 386, Fig. 9, 12).

[2]) Diese beiden Zellen werden alsbald, durch eine Verbreiterung von $4\,a/$ maj nach vorn, voneinander getrennt.

D o r s a l verlöten nachträglich die Zellen $5\frac{c}{d}/2/1$(maj), weil bei der gleich zu schildernden Einbiegung des Darmes die Zellreihe $5D/—/—$, deren letztes Glied zwischen ihnen seinen Platz hatte, nach oben (vorn) rückt. Die Zellen bilden mit den jetzt vor ihnen liegenden $5\frac{c}{d}/1/1$ (min) den hinteren Abschluß des Darmrohrs (Fig. 9, 12). Sie berühren die Larvenwandung an der Innenseite von $4d/—/$maj, die also auf diesem Stadium den Darmausgang verschließen.

Die Abhebung des Entodermrohrs von der Larvenwand beginnt in der Mitte — beide Enden sind ja dauernd fixiert — im Bereich der großen Zellen $4\frac{a}{c}/$maj. Damit ist eine ventral konkave Durchbiegung des Rohrs vorgezeichnet; diese führt alsbald in die rechtwinkelige Knickung über, welche dauernd das Lageverhältnis von Mitteldarm und Enddarm bezeichnet. Die Scheitelzellen der Biegung sind zunächst die beiden Kleinzellen von $5D$, welche von vornherein beim Eindringen ins Blastocöl vorangingen.

Bald nach der Abhebung beginnt eine starke Formänderung der bisher mehr oder weniger kubischen Zellen, sie werden zu dünnen, aber ziemlich festen, gekrümmten Lamellen (Kugelschalen). Dadurch wird der Mitteldarm zu einem kugelförmigen Sack, an den sich der konisch geformte Enddarm im rechten Winkel anschließt. Während der erstere die Längsrichtung der Gastrulationsrinne beibehält, wird der Enddarm senkrecht zur Längsachse eingestellt (Fig. 12).

Die Bildner des M i t t e l d a r m e s sind, auf die Regionen verteilt: vorn oben $4b/—$; vorn unten $4a/$maj, dahinter $4c/$maj; seitlich die beiden Paare [1]) $5a/—$ und $5b/—$; obere Mitte $5B/—$, dahinter $5C/$maj und $5A/$maj, zuletzt $5D/2$.

Die Grenze zwischen beiden Darmabschnitten (»Klappe«) bilden die Kleinzellen: $4\frac{a}{c}/$min, $5\frac{A}{B}/$min, $5\frac{c}{d}/2/2$(min) und $5D/1/2$(min); auch $4c/$maj ist an der Bildung der Klappe beteiligt.

Den E n d d a r m endlich setzen zusammen: vorn $5\frac{c}{d}/1/2$ (maj) und $/1$ (min); seitlich $5\frac{c}{d}/2/1$ (maj); hinten $5D/1/1$ (maj); den Abschluß und gleichzeitig die Verbindung mit der Larvenwand liefern

[1]) Die Zellen $5\frac{a}{c}/2$ sind bei der Nordseelarve in zwei große Zellen geteilt (vgl. oben S. 388).

4 *d* / — / maj. Ein Vergleich der Abbildungen 6, 7, 9, 12 wird die Darmverhältnisse am besten veranschaulichen.

Es wurde schon erwähnt, daß der Darm auf diesem Stadium — aus 27 bzw. 29 Zellen zusammengesetzt — geraume Zeit stehen bleibt und nur mit fortschreitender Nahrungsaufnahme an Volum zunimmt. Besonders bei der Nordseelarve füllt der kuglige Magen die Larve dann beinahe ganz aus, auch der Enddarm wird stark aufgetrieben, bis zwischen und bereits etwas hinter den Zellen 4 *d* / dext / maj und 4 *d* / sin / maj der After durchbricht (Fig. 11).

f. Rumpfkeim und Hyposphäre.

In diese Zeit vor dem Auftreten neuer Mitosen — man kann in cytologischer Hinsicht von einem »Ruhestadium«, sonst aber besser von einem »Freßstadium« sprechen — fällt die Fertigstellung des präanalen Rumpfkeimes. Wir verließen dieses Gebilde, als nach Abschluß der Gastrulation die $3\frac{c}{d}$-Zellen vor dem Enddarmansatz (4 *d* / — / maj) zusammenwuchsen und auf 3 *d* / 2 / post / ant / ant ein Wimperschopf entstand.

Jetzt geschieht etwas Überraschendes: Die Zelle 2 *d* / 2 / 2 / 2 begibt sich auf die Wanderschaft, gleitet über 4 *d* / dext / maj weg und legt sich der Wimperschopfzelle von der rechten Seite her an (Fig. 10 und 11). Sie zeigt dabei wechselnde, amöboide Formen, und man kann kaum umhin, anzunehmen, daß sie von jener — jetzt tätigen — Zelle angezogen wird.

Die Zelle 3 *c* / 2 / post / ant / ant wird durch 2 *d* / 2 / 2 / 2 etwas weiter nach dem Munde zu vorgeschoben, so daß der Rumpfkeim, dessen Zellen durch ihre Dicke von den umliegenden sich deutlich absetzen, folgendes charakteristische Bild darbietet (Fig. 11): Rechts vorn die genannte 3 *c*-Zelle, hinter ihr 2 *d* / 2 / 2 / 2, links neben beiden die Wimperschopfzelle. Hinter dieser Zellgruppe liegen die ebenfalls zum Rumpfkeim gehörigen 4 *d*-Großzellen, während sie von den 4 *d*-Kleinzellen flankiert wird, die ihrerseits zu den Archinephridien hinleiten. Vor dem Rumpfkeim liegen die großen flachen Zellen $3\frac{c}{d}$ / 2 / post / ant / post, die den größten Teil der ventralen Hyposphäre bilden.

Rechts und links neben dem Rumpfkeim folgen noch einige wenige flache Zellen: rechts 2 *d* / 2 / 1 / 1 / 2, links 2 *d* / 1 / 2 / 2, deren Schicksal uns noch — bei der späteren Weiterbildung des Rumpfkeims — beschäftigen wird. Außerhalb dieser beiden Zellen

folgen dann rechts $3c/1$/post und links $3d/1$/post als ebenfalls bandförmige, aber schmälere und etwas dickere Zellen; aus ihnen geht der Hauptteil des **Metatrochs** hervor, während ihre Schwesterzellen $3\frac{c}{d}/1$/ant bereits in die Bildung der »Unterlippe« mit aufgenommen sind (vgl. Fig. 10 und 11).

Zwischen den beiden Metatrochoblasten und den Wimperzellen der Prototroch-Anlage liegen jederseits drei Descendenten von $2a/2/1$ (links) und $2c/1/2$ (rechts).

Wenn wir endlich hinzufügen, daß der hintere Abschnitt der Hyposphäre von $2d/2/1/1/1$ (rechts) und $2d/1/2/1$ (links) und dahinter $2d/1/1/2$/dext und /sin gebildet wird, während $2d/2/2/1$ und $2d/2/1/2$ dem durchbrechenden After von hinten anliegen, so ist die Zusammensetzung der Hyposphäre unsrer jungen Trochophora völlig erschöpft, mehr Zellen sind hier auf diesem Stadium niemals vorhanden. Auch diese Zellen außerhalb des Rumpfkeims treten erst nach dem 6. bis 7. Tage in eine neue Teilungsperiode ein, die in $2d/1/2/2$ beginnt, während im Rumpfkeim selbst $2d/2/2$ und $4d$/sin/maj und im Darm $5\frac{A}{C}$/min zuerst geteilt werden.

Damit wird aber bereits ein Entwicklungsstadium berührt, in welchem die Divergenz der beiden Larventypen ihren Anfang nimmt; der II. Hauptabschnitt der Ontogenese ist somit abgeschlossen.

Schluß und Zusammenfassung.

Die *Polygordius*-Entwicklung bis zu diesem kritischen Punkt betrachtet, ergibt unter anderem folgendes:

Erstens erlaubt das Objekt eine Stufe tiefer, als es bisher möglich war, in die **praktische** (d. h. nicht causaltheoretische) **Analyse der Organbildung** einzudringen, da jede Zelle des funktionierenden Organismus, wie für Darm, Exkretionsorgane und Hyposphäre hier kurz ausgeführt wurde, mit einer bestimmten Zelle der Blastulaplatte identifiziert werden kann. Dadurch kann die Umlagerung und Formwandlung aller Elemente restlos aufgedeckt werden; die praktische Analyse des Prozesses der Gastrulation und der Bildung der primären **funktionierenden** Organe wird somit eine erschöpfende sein können (soweit sie das — allein zugängliche — äußere Verhalten der als Bausteine gegebenen Blastomeren betrifft).

In andern Fällen müssen wir uns entweder darauf beschränken, die Organe auf die **Zellschichten** des Embryos (Keimblätter) zurück-

zuführen, oder auf Primitivanlagen von mehr oder weniger bestimmter Provenienz. Im besten Falle erkennen wir, wie das Organ aus Zellgruppen bekannter Abstammung heranwächst, wobei eine im einzelnen nicht verfolgbare Vermehrung der Anlagezellen als ein wichtiger Faktor der Organbildung die Regel ist.

Bei den *Polygordius*-Larven ist dieser Faktor der Organbildung, die gleichzeitige Zellvermehrung, eine Weile ganz ausgeschaltet, indem die Zellen des Blastulamosaiks, deren Herkunft genau erkannt wurde, selbst zu Organzellen umgelagert und ummodelliert werden. Wir kennen daher in diesem Falle die Formel jeder funktionierenden Organzelle, wie wir sonst die Formeln der Blastula- oder Anlagezellen kennen.

Zweitens ergab sich eine in verschiedener Beziehung vom bisher Bekannten abweichende Entwicklungsform, und zwar sind die ontogenetischen Besonderheiten der Archanneliden, wie a. a. O. des näheren ausgeführt werden soll, von besonderem historischen Interesse, das durch den primitiven Charakter der Tiere und ihrer histologisch an Ctenophoren-Verhältnisse[1]) sich anlehnenden Larven verstärkt wird. Es handelt sich ja auch um nichts geringeres als um die Frage der Herkunft bilateraler und gegliederter Tiere von radiär gebauten und pelagischen Organismen.

Es mag auch hier darauf hingewiesen werden, daß solche Fragen der »Historie« sich nicht zu sehr auf Einzelheiten (Identifizierung von Furchungszellen, phyletische Valenz der Protoblasten usw.) zuspitzen dürfen, fruchtbar ist nur die Vergleichung der allgemeineren Entwicklungscharaktere.

Die Embryonalentwicklung wird durch folgende Besonderheiten charakterisiert:

Die Zellen des *D*-Quadranten zeigen keinen Größenunterschied gegenüber den andern.

Die anfänglich spirale Furchung wird frühzeitig auch auf der vegetativen Hälfte radiär, darauf exquisit bilateral-symmetrisch. Vom Eintritt der radiären Furchung an wird die Larve interpolar abgeplattet.

Der Blastoporus umfaßt das gesamte Entoderm »der Länge nach«, sein Verschluß liefert das Prostoma und die Bauchfläche von Mittel- und Enddarm; zunächst wird er durch Concrescenz der großen seit-

[1]) l. c. A.

lichen Zellen ($4\,a$ / maj und $4\,c$ / maj) in einen zuführenden und ausführenden Abschnitt (»Urafter« ?) zerlegt. Über dem geschlossen einsinkenden Darmende vereinigen sich die seitlichen Zellen (Derivate von $3\,c$ und $3\,d$) zur ventralen Larvenwand.

Zwei von diesen Zellen wandern jederseits zur Bildung der primitiven Exkretionsorgane (Archinephridien) ein, die später von den sekundären Larven-, endlich von den tertiären Annelidnephridien abgelöst werden.

Endlich zeigte sich eine wichtige Besonderheit in der Anlage des Rumpfectoderms, das bei den andern Anneliden lediglich aus $2\,d$ (X, Somatoblast) bei *Capitella* von EISIG[1]) aus $2\,d$ und $4\,d$ hergeleitet wird.

Der Rumpfkeim[2]) entsteht nämlich aus verschiedenartigen, paarigen und unpaaren Elementen (Derivaten von $2\,d$, $3\,d$, $3\,c$, $4\,d$), die sich auf der ventralen, präanalen Larvenfläche um ein Wimperorgan gruppieren (und erst sekundär die Mesoblast-Anlagen aus sich herausdifferenzieren).

Wir werden darin ein ursprünglicheres Verhalten zu erblicken haben, als das sonst bekannte, jedenfalls läßt sich die Konzentrierung der Rumpfanlage auf eine Zelle ($2\,d = X$) nur als sekundär zurückverlegt verstehen; ursprünglich muß der Tierkörper doch durch einfache Umbildung des Larvenganzen entstanden sein (z. B. Ctenophoren). Bei eintretender Divergenz zwischen einer larvalen (pelagischen) und imaginalen (benthonischen) Lebensweise kann aber schon phylogenetisch frühzeitig larval verbrauchtes Gewebe (Wimperorgane usw.) ausgeschaltet und eine allmähliche Beschränkung der Imagobildung auf bestimmte Zellbezirke, schließlich auf einzelne Furchungszellen, eingetreten sein. Diese Keimpunkte mußten die schwersten Teile des schwebenden Larvenleibes werden, wodurch ihre Ein-

[1]) Mitt. Zoolog. Station Neapel. 1898.

[2]) Auch der »Kopfkeim« der Scheitelplatte und überhaupt die Entstehung des *Polygordius* aus abgegrenzten Keimen, unter Eliminierung der übrigen Larvengewebe, sind scheinbar Besonderheiten unsres Falles, wenn man nämlich die normale Annelid-Entwicklung als eine kontinuierliche Umbildung und Weiterbildung der Larve (= »Kopfblase«) auffaßt. Ebenso wie das Lehrbuch-Prototyp dieser Auffassung, HATSCHEKS *Polygordius*-Entwicklung, in dieser Beziehung als irrig nachgewiesen wurde (l. c. B.), läßt sich auch für andre Fälle meine Auffassung geltend machen, der zufolge die Anneliden-Entwicklung (wie die der Nemertinen) im Grunde eine Ablösung der larvalen Gewebe durch die imaginalen Neubildungen ist. Dieses Verhalten wird verschleiert, wenn durch Dotterversorgung und Brutpflege Ausbildung und Lebensdauer der larvalen (pelagischen) Gewebe zurückgedrängt wird.

stellung zur Bewegungsrichtung sogleich verständlich wird; bei der *Polygordius*-Larve liegt der schwere Rumpfkeim am unteren, der leichtere Kopfkeim am oberen Pol der Vertikalachse. Beide Pole tragen (wie bei vielen pelagischen Larven) Wimperorgane als Sinnes- und Steuerapparat. In diesen waren also die natürlichen Zentren für jene Konzentrierung der Imagoanlage gegeben.

Zum Schluß noch eine Bemerkung zur Frage der Selbstdifferenzierung. Die *Polygordius*-Entwicklung ist auch ohne experimentellen Eingriff ein beweisendes Beispiel dafür, daß den Furchungszellen ihre Rolle nicht von der Umgebung usw. induziert zu werden braucht, sondern »in ihnen selbst liegen« kann. Bei der normalen Furchung zeigen das z. B. die vier Entomeren 5 Q, deren jede trotz ganz gleicher Lagerung ihre besondere Art und Richtung der Teilung hat (wobei 5 B auch noch regelmäßig ihre Teilspindel in die kürzeste Achse einstellt). Besonders lehrreich sind aber die häufigen Anomalien des Furchungmosaiks. Mögen die Entomeren oder Nephridioblasten usw. noch so sehr verschoben sein, ihr Verhalten ist schließlich immer dasselbe. Eine vollständige Umwälzung aller Positionen wird oft dadurch herbeigeführt, daß die Gastrulation zu früh (z. B. auf dem Stadium der Fig. 4) beginnt. Trotzdem erfolgen die sonst in der ebenen »Polscheibe« verlaufenden Teilungen des 3., 4. und 5. Quartetts unter so ganz veränderten Lageverhältnissen in annähernd typischer Weise (Richtung, Zahl, Größenverhältnisse).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII—XXIII.

Bedeutung der Farbentöne: blau — 5. Quartett, rot — 4. Quartett, braun — 3. Quartett, grün — 2. Quartett, jedoch nur die Derivate von $2q/2/2/2$.

Fig. 1. 76-Zellstadium von oben gesehen, um die typische Anordnung im Bereich des 1. Quartetts zu zeigen. Kreuzzellen ($1q/1/1/2$) in inäqualer Teilung.

Fig. 2. Ähnliches Stadium von der Unterseite. Auch hier noch die typische Anordnung. (Jedoch ist, wie auch in Fig. 3, ein Exemplar ausgewählt, bei dem ausnahmsweise viel Teilungen gleichzeitig verlaufen. Die gewöhnliche Reihenfolge derselben ist aus der Tabelle zu S. 383 zu ersehen.) Letzte spirale Teilung im Bereich der Entomeren, durch welche das radial gelegene 5. Quartett gebildet wird. Im 4. Quartett wird (nicht immer) eine Zelle vorzeitig geteilt, wahrscheinlich 4 d. Tangentiale Teilungen in $3q/2$.

Fig. 3. Stadium von 96—112 Zellen, von unten. Die radiäre Anordnung tritt deutlich hervor, nur 4 a und 4 c sind bereits im bilateralen Sinne geteilt, Gleiches ist in den Entomeren in Vorbereitung. Der starke Kontur umgibt

die dickzellige vegetative »Polscheibe«, deren Umbildung zum Darmkanal, Rumpfkeim, Nephridien und zur ventralen Hyposphäre Gegenstand der folgenden Abbildungen ist.

Fig. 4. Die Polscheibe setzt sich nach Abschluß der Teilungen im 3. und 2. Quartett scharf von den sie umgebenden Flachzellen dieser Quartette ab. Die ganze Larve ist jetzt stark abgeplattet (s. Textfig. *H*). Die Entomeren sind bilateral-symmetrisch geteilt.

Fig. 5. Etwas ältere Blastula: $4\,d/$— inäqual geteilt; die Teilungen in $5\,D/1$, $5\,{}^{c}_{d}/$— und $3\frac{c}{d}/2/$— beginnen das übrige Zellmaterial der Scheibe nach vorn zusammenzudrängen.

Fig. 6. Fertige (»reife«) Blastula, vorn charakterisiert durch das Konvergieren der früher radiär eingestellten Blastomeren ($3\frac{a}{b}/2/$—, $5\frac{a}{b}/$—), in der Mitte durch das doppelte Querband von fünf und drei Kleinzellen ($4\frac{a}{c}/$min, $5\,{}^{A}_{C}/$min, $5\,D/2$ und $5\,D/1/2$, $5\,{}^{d}_{c}/2/2$). Nach hinten schließt ein Kranz, aus je sechs Derivaten von $3\frac{d}{c}/2$, vier Derivaten von $4\,d$ und den beiden unveränderten $2\,d/2/2/$— gebildet, die Polscheibe ab.

Fig. 6*a*. Deckblatt zu Fig. 6. Es sind die Regionen bzw. Organe der Trochophora angegeben, wie sie aus dem Blastulamosaik hervorgehen. *R.K* Rumpfkeim, *Labium* Unterlippe des Larvenmundes, *Klappe* Scheidewand zwischen Mittel- und Enddarm (s. Textfig. *B* und *C*). Mit *Reg* sind diejenigen Zellen der Mitteldarm- und Stomodäumanlage bezeichnet, aus deren Abkömmlingen später bei der Metamorphose die entsprechenden Larvenorgane erneuert werden. *v.Hyposph* ventrale Hyposphäre der Larve. Die beiden seitlichen, punktierten Linien bedeuten, daß hier die Entomeren von den benachbarten Zellen getrennt werden, indem die Zellen innerhalb jeder Linie sich mit den entsprechenden der andern Seite zur ventralen Darmwandung vereinigen, während die jederseits außerhalb der Bruchlinien gelegenen Zellen zur Unterlippe und zur ventralen Larvenwand verschmelzen (vgl. dazu Textfig. *L*).

Fig. 7. Gastrulation. Die Blastoporusrinne ist durch die Annäherung von $4\frac{a}{c}/$maj bereits sanduhrförmig, ferner haben sich bereits neben dem Blastoporus die »äußeren Längskolonnen« erhoben, um ebenfalls in die Medianebene zusammenzurücken.

Fig. 8. Die ventrale Darmwand ist dadurch, daß der eigentliche Blastoporus bis auf das Stomodäum (*Blp.-R*) geschlossen wurde, fertig gestellt; die ventrale Larvenwand dagegen ist nur im Bereich der Unterlippe geschlossen, dahinter klafft noch die »Neocöl«-Höhlung (*Ncl*) (vgl. Textfigur *L*).

Fig. 9. Das gleiche Stadium von der Seite gesehen, Aufblick auf den in Bildung begriffenen Darmkanal, das Übrige in optischem Medianschnitt. In der Stomodäumzelle $2\,a/2/2/2/$ant ist die einzige Zellteilung der »Umbau«-Periode im Gange.

Fig. 10. Schluß der Larvenwand vollendet: die vordere Zelle der Archinephridien ist in der Einwanderung begriffen, die dorsale Rumpfkeimzelle $2\,d/2/2/2$ wandert an ihren Platz neben der Wimperschopfzelle (*W.Z*).

Fig. 11. Endstadium der Umbauperiode: formfertige Trochophora. Der Rumpfkeim setzt sich deutlich von der flachzelligen Umgebung ab. Wimperschopf

ausgebildet. Archinephridien vollendet und in Tätigkeit. $4\,d/—/$min verbinden die Ansatz- und Ausmündungsstelle der Archinephridien mit dem Rumpfkeim. Der After ist im Begriff, hinter $4\,d/—/$maj durchzubrechen. Darmumrisse punktiert.

Fig. 12. Gleiches Stadium von der Seite (Mittelmeerlarve). Die Nordseelarve unterscheidet sich nur durch Verdoppelung von $5\frac{''}{b}/2$. Die Stomodäumzellen sind fortgelassen, im übrigen entspricht Fig. 12 der Fig. 9. Larvenwand im optischen Längsschnitt. Archinephridium das Blastocöl durchsetzend, die vordere Zelle liegt dem Stomodäum an.

Inhaltsübersicht.

Schwerkraftwirkung oder Selbstdifferenzierung.

Von

L. Kathariner,
Freiburg (Schweiz).

Mit 1 Figur im Text.

Eingegangen am 1. April 1904.

Die von mir angestellten Versuche, aus denen ich auf das Nichtnötigsein der Schwerkraft für die normale Entwicklung des Froscheies schloß, haben eine Kritik erfahren, der gegenüber ich bei der Wichtigkeit des Gegenstandes aus doppeltem Grunde nicht schweigen zu dürfen glaube: erstens, weil die Methode der Kritik eine unzulässige ist, zweitens, weil ich noch einige neue Versuchsergebnisse hinzufügen kann, die, wie ich hoffe, die Frage endgültig für jeden entscheiden.

Die Prüfung der Beweiskraft eines biologischen Versuches hat drei Voraussetzungen ins Auge zu fassen: 1) Ist die Versuchsanordnung nach Methode und Material an sich zur Beantwortung einer gestellten Frage geeignet, 2) waren die Versuchsbedingungen im gegebenen Fall in zureichendem Maße erfüllt und 3) ist die gezogene Schlußfolgerung logisch. Über die erste und dritte Voraussetzung läßt sich ohne faktische Wiederholung des Versuches entscheiden. Anders steht es mit der zweiten, sie ist individueller Natur und entsteht nur dann, wenn man Bedenken bezüglich der Objektivität oder der Geschicklichkeit bzw. Urteilsfähigkeit des Autors haben zu müssen glaubt. Wenn daher schon die Aufstellung dieser Frage, bewußt oder unbewußt, ein persönliches Moment einschließt, so ist bei ihrer Beantwortung doppelte Vorsicht geboten. Zwei Wege stehen nun da dem Kritiker offen: entweder er sieht ein Originalexperiment mit an, oder er ahmt es unter tunlichst gleichen Bedingungen nach. Daß er sich dabei in den obengenannten Qualitäten dem ersten

Experimentator für mindestens gleichwertig halten muß, ist stillschweigende Voraussetzung.

Daß bei einer fortwährenden Veränderung der Lage des Eies, von denen jede nur einen Moment dauert, eine Einwirkung der Schwerkraft auf seine Bestandteile im Sinne der Herbeiführung einer bestimmten Umordnung derselben unmöglich ist, dürfte allgemein zugegeben werden.

»Ob (7) indessen bei dem regellosen Herumstrudeln die Eier in der Tat so sehr ihre Stellung zur Richtung der normalen Schwerkraftwirkung verändern, daß letztere jedes Einflusses beraubt würde, muß abermals als fraglich erscheinen.« »Ob (6) der von KATHARINER ersonnene Apparat in der Tat geeignet ist, die richtende Wirksamkeit der Schwerkraft auszuschalten, lasse ich dahingestellt. Aber selbst wenn er es ist . . .«

Ich hatte gesagt: »Von (1) einer Orientierung der Eiachse in der Gravitationsrichtung oder irgend einer länger als einen Moment richtend wirkenden Kraft war dabei gar keine Rede. Davon konnte man sich zum Überfluß jeden Augenblick überzeugen[1].« MORGAN (5) hat ähnliche Versuche mit den Eiern der Kröte angestellt; »constantly turning over and over with great irregularity and with considerable rapidity«. MOSZKOWSKI (6) vermißt, daß nicht näher angegeben wird, in welcher Weise die Eier von dem Assistenten M.s herumbewegt wurden.

Solange nicht die Beigabe kinematographischer Aufnahmen von Bewegungen zu den Publikationen üblich ist, wird man einem Autor glauben müssen, daß eine Bewegung so war, wie er sie schildert, oder einen der obengenannten beiden Wege einschlagen; andernfalls hätten alle solche Versuche ausschließlich subjektiven Wert.

Indessen behauptet MOSZKOWSKI (8) in seiner jüngsten Veröffentlichung meine Versuche nachgeprüft zu haben: »M. H., ich habe diese Versuche während der diesjährigen Laichperiode wiederholt, und zwar etwa 20mal. Der von KATHARINER gewünschte Effekt wird ganz sicher nicht erreicht.

Die in »ganz sicherlich« zum Ausdruck gebrachte Zuversicht sticht grell ab gegen das beiläufige Eingeständnis M.s, dass er in Wirklichkeit ganz andere Versuche gemacht hat, als ich. »Ließ ich das Wasser — ich benutzte zur Erzeugung des Wirbels einen Wasserstrom[2]) — sehr langsam einfließen . . .«

[1]) Nämlich durch Wahrnehmung der verschiedensten Richtungen der Eiachsen innerhalb eines Ballens.

[2]) Vom Ref. unterstrichen.

Bei Beschreibung meiner Versuche hatte ich (1) die Einfachheit meines Apparates als Vorzug bezeichnet, »weil dann der betreffende Versuch leichter der Kontrolle von anderer Seite zugänglich ist«. Leider sehe ich mich in der darin ausgesprochenen Voraussetzung einer gewissenhaften Nachprüfung getäuscht.

Denn daß es sehr zweierlei ist, ob die Bewegung eines Eierballens durch einen kontinuierlichen und daher eine geregelte Rotation unterhaltenden Wasserstrom, oder durch einen unter allen Umständen diskontinuierlichen, in der Regel eine ungeordnete Bewegung herbeiführenden Luftblasenstrom bewirkt wird, liegt auf der Hand. Dieser ist diskontinuierlich, weil die Luft in einzelnen Blasen das Wasser durcheilt und die dem Wasser, bzw. dem Eierballen, erteilte Bewegung ist eine ungeordnete, weil jede Luftblase einen andern Weg macht, als die vorhergehende. Derselbe hat die Form einer unregelmäßigen Zickzacklinie und stellt die Verbindung derjenigen Punkte der von unten nach oben aufeinander folgenden Querschnitte des Wasserzylinders dar, über denen im einzelnen Moment die niedrigste Wassersäule lastet. Die Wasseroberfläche verliert vom ersten Augenblick des Versuches die Form einer Ebene und wird um so unregelmäßiger, je ungleichmäßiger die Blasen sind und je rascher sie einander folgen bzw. je mehr Blasen gleichzeitig emporsteigen, wie bei meinen diesjährigen Versuchen; damit ist eine unendliche Mannigfaltigkeit in der Form der Wasserbewegung gegeben.

Es ist mir selbstverständlich nicht unbekannt, daß man durch einen Wasserstrom eine ganz regelmäßige Kreisbewegung und eine dem Durchmesser des Gefäßes und der Strömungsgeschwindigkeit proportionale Zentrifugalwirkung erreichen kann. Auch mit einem Luftblasenstrom kann man unter bestimmten Voraussetzungen Ähnliches erreichen. Mich bei meinen Versuchen davor zu hüten, war um so näherliegend, als ich ja gerade selbst (1) den Einfluß der Zentrifugalkraft und die Vertretbarkeit der Schwerkraft durch sie eingehend besprochen hatte. M.s Versuchsanordnung schafft außerdem noch eine Bedingung, die bei meinen Experimenten nicht vorkam. »Die ersten 20 Minuten zwar, so lange der Laichballen noch erhalten bleibt, ist die Bewegung der einzelnen Eier eine ungeordnete. Schon nach 20 Minuten aber wird der Laichballen in kurze Schnüre resp. einzelne Eier aufgelöst. Diese werden nun in ganz regelmäßiger Weise immer in derselben Richtung zentrifugiert, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man einzelne Eier längere Zeit kontinuierlich beobachtet.« Ich habe es bei meinen Versuchen stets

nur mit ganzen Laichballen zu tun gehabt, einzelne kleinere Laichstücke wurden nie beachtet. Warum M. nicht durch Einbinden des Eierballens in ein Gazestück das Zusammenbleiben der Eier und damit die von ihm die ersten 20 Minuten konstatierte ungeordnete Bewegung für die Dauer sicherte, ist nicht einzusehen.

So aber hat er, statt einen Kontrollversuch zu den meinigen anzustellen, lediglich die bekannte Tatsache aufs Neue bestätigt, daß die Entwicklung auch dann normal verläuft, wenn etwa gleichgroße Zentrifugal- an Stelle der Schwerkraft auftritt.

Ich muß daher den Anspruch M.s, meine Versuche nachgemacht zu haben, entschieden zurückweisen.

Aber Moszkowski (6) hatte früher noch einen andern, prinzipiellen Einwand gegen meine Versuche erhoben. Bei meinen ersten Versuchen lagen zwischen Besamung und Bewegung der Eier 30 Minuten, ein Zeitraum, in dem nach M. (2) die Schwerkraft ihre Wirkung bereits getan haben konnte, so daß ihre Entbehrlichkeit aus der beobachteten normalen Entwicklung nicht notwendig zu folgen braucht. Bei einer zweiten Versuchsserie (3) wurde darum die Zwischenzeit bis auf 7 Minuten gekürzt. Auch dann erfolgte noch normale Entwicklung. M. (6) aber meint: »Dafür aber, daß derartige[1]) Verschiebungen des Dotters während der 7 Minuten, in denen das Ei im Minimum[2]) der Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt war, nicht erfolgt sind, hat Kathariner keine Beweise erbracht. Ich weiß daher nicht, woher er die Berechtigung nimmt, zu sagen, daß die Eier zu einer Zeit unter jene Bedingungen kamen, wo sie noch die ihnen angeborene Struktur hatten.«

Den Beweis hat mir nun M. (8) selbst abgenommen.

»Wenn Roux endlich angibt, daß schon nach 15—30 Minuten nach der Besamung innere Umordnungen im Ei vor sich gehen, so ist das positiv falsch. Ich habe mich an vielen (etwa 100) Serien, die ich zwischen 5—30 Minuten nach der Besamung anfertigte, überzeugt, daß die ersten Verlagerungen im Dotter erst nach 30—40 Minuten zu konstatieren sind.« Damit hat M. den Beweis erbracht,

---

1) Den radiär symmetrischen Bau in einen bilateral symmetrischen verwandelnde.

2) Warum das besonders hervorgehoben wird, ist mir unverständlich, da hier natürlich ein einziges positives Resultat genau so beweisend ist wie viele! Das gilt auch für den Morgan gemachten Vorhalt, daß er nur mit den Eiern einer Kröte experimentiert habe.



daß schon bei meinen ersten Versuchen, wo die Eier 30 Minuten nach der Besamung der Bewegung ausgesetzt wurden, noch sicherer aber bei der zweiten Reihe, wo dies bereits nach 7 Minuten geschah, mein Material einwandsfrei war, d. h. daß eine Umordnung des Dotters durch die Schwerkraft im Sinne einer bilateralen Symmetrie noch nicht stattgefunden hatte. Letztere konnte dann nur dem Ei angeboren sein, oder wurde ohne richtende äußere Kraft aus inneren Ursachen hergestellt, die normale Entwicklung war eine Selbstdifferenzierung. Wenn ich trotzdem nochmals Versuche anstellte, so geschah dies, um mich nicht gegen den Einwand, die Schwerkraft habe ihre richtende Tätigkeit schon vor ihrer Ausschaltung getan, allein auf denselben Autor stützen zu müssen, der ihn erhoben hatte. Bevor ich indessen die neuen Versuche schildere, seien mir noch einige Bemerkungen allgemeiner Natur gestattet.

Worauf es mir bei meinen Experimenten ankommt, glaube ich zwar schon früher (3) deutlich genug gesagt zu haben, halte es aber nicht für überflüssig, nochmals zu präzisieren, was ich unter Selbstdifferenzierung verstehe, soweit die erste Entwicklung in Frage kommt: Die Furchung des Froscheies ist eine Selbstdifferenzierung, im Sinne Rouxs, wenn die Quelle sowohl der Energie an sich, welche in der Umlagerung des Eiinhaltes als Arbeit zum Ausdruck kommt, als die Ursache ihrer bestimmten, die normale Entwicklung bedingenden Richtung in der Konfiguration des Eies gegeben ist. Die Entwicklung als bestimmt gerichtete Massenbewegung kann durch eine von außen angreifende Energie gefördert werden, wenn diese eine gleichsinnige Umordnung herbeizuführen bestrebt ist (Eier unter normaler Schwerkraft- bzw. entsprechender Zentrifugalkraftwirkung); sie kann behindert, das Hindernis aber überwunden werden (fixiertes Ei mit einer Neigung zum Lot bis 40°); sie kann verhindert werden, indem die von einer äußeren entgegenwirkenden Energie gesetzten Formveränderungen überwiegen (fixierte Eier bei einer zu großen Winkelstellung bzw. frei bewegliche Eier unter zu starker Zentrifugalkraft); sie kann endlich unabhängig von jeder äußeren Energie sich vollziehen, wenn deren Richtung fortwährend wechselt, ohne daß ihre Intensität ausreichte, momentane Veränderungen zu erzielen. Einen strikten Beweis für Selbstdifferenzierung bietet bloß die letzte Art, ohne daß die andern ihr widersprächen.

Die Unabhängigkeit der Entwicklung als Selbstdifferenzierung von äußeren Kräften ist cum grano salis zu verstehen. Der im Ei gegebene Energienkomplex beruht nach dem Prinzip von der Erhal-

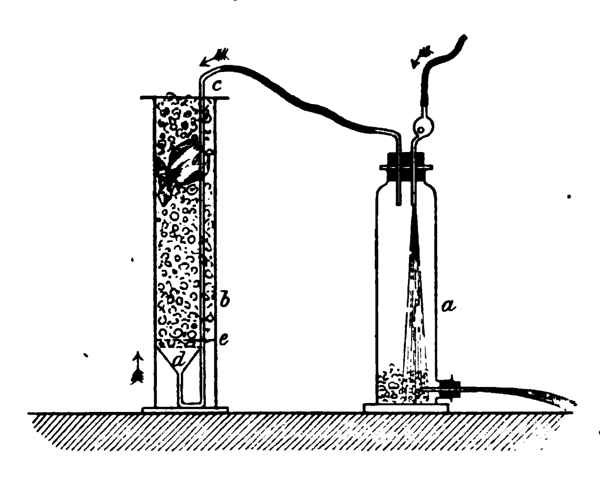
tung der Energie natürlich auf Energiezufuhr von außen, die während der Bildung des Eies im Mutterkörper statt hat. Aber die im fertigen, reifen Ei gegebene potentielle Energie ist nach Quantität und Qualität ausreichend, um die Entwicklung einzuleiten und anfangs zu unterhalten. Faßt man den Befruchtungsvorgang als die Beseitigung einer Hemmung für ihre Umwandlung in aktuelle Energie auf, so widerspricht dies der Selbstdifferenzierung nicht. Die Beseitigung der Hemmung als eine Arbeit erfordert Energiezufuhr von außen, aber, so wenig als sonst die Lösung einer Hemmung Größe und Richtung des Haupteffektes beeinflußt, es z. B. ganz einerlei ist, ob die Zündung einer Ladung durch einen Hammerschlag oder den elektrischen Funken bewirkt wird, so wenig verliert die Entwicklung durch ihre Abhängigkeit von einer Befruchtung den Charakter der Selbstdifferenzierung.

Welche Auffassung M. eigentlich von dem Charakter der ersten Entwicklung des Froscheies hat, ist mir nicht widerspruchslos klar geworden. So sagte er (8), daß die Entwicklung aus inneren Gründen erfolge, daß sie rein aus inneren Ursachen zu begreifen sei. Aber das erste Entwicklungsgeschehen, die Herstellung der bilateralen Symmetrie, sei doch nicht, wie ich behaupte, die Folge einer Selbstdifferenzierung, sondern werde durch einen äußeren Faktor bestimmt, die radiär-symmetrische Anordnung des Dotters werde durch eine äußere Kraft in eine bilateral-symmetrische verwandelt. Unter inneren »Gründen«, inneren »Ursachen« im Sinne M.s, kann m. E. nur die Zusammensetzung des Eies aus verschieden schweren Substanzen verstanden werden, während für die Umordnung derselben eine äußere Kraft nötig ist; ohne dieselbe würde die Umordnung und damit die Entwicklung nicht stattfinden können.

Wenn M. (8) meint, seine Auffassung von der ersten Entwicklung des Froscheies decke sich im wesentlichen mit der Roux's im Vergleich zu meiner Auffassung, so ist er in einem fundamentalen Irrtum befangen. Der Beginn der Entwicklung, nämlich die bilateral-symmetrische Verteilung der Dottersubstanzen, ist nach M. die Arbeitsleistung einer äußeren Energie, der Schwerkraft. — »Wir haben daher das Recht, die Schwerkraft als einen für die Entwicklung notwendigen Faktor zu bezeichnen« (2) S. 45 —, also abhängige Differenzierung; die äußere Entwicklungsbedingung tritt als eine direkte auf, als gestaltende Kraft, der gegenüber die Struktur des Eies nur als indirekte in Betracht kommt. Nach Roux aber (und mir) sind im befruchteten, oder, wie die Versuche

mit künstlicher Parthenogenese wahrscheinlich machen, auch im unbefruchteten Froschei die Ursachen der Entwicklung von vorn herein, nach Quantität und Qualität bestimmt, gelegen. Die äußeren Entwicklungsbedingungen kommen nur als indirekte hinzu.

Hätte M. Recht, so wäre das polar differenzierte Ei in seiner Anpassung an die Schwerkraft so weit gegangen, daß es ohne dieselbe entwicklungsunfähig wäre. Da nun das polar differenzierte Ei kaum einen phylogenetisch primären Zustand darstellen dürfte, so müßte man sich nach den Gründen für das Entstehen dieser »Überspezifizierung« fragen, die nie etwas nützen, wohl aber (in dem Fall genau vertikaler Einstellung) schaden kann. Ist auch die Zahl der möglichen primären Lagen eine unendlich große, die Wahrscheinlichkeit einer einzelnen bestimmten Lage daher unendlich klein, so ist sie doch deswegen nicht gleich Null; denn die Lagen der einzelnen Eier im abgelegten Laich sind ja samt und sonders Verwirklichungen von ebensovielen, einzeln unendlich unwahrscheinlichen Möglichkeiten.



Die Anordnung meiner diesjährigen Versuche, zu denen nun überzugehen es an der Zeit ist, schließen, denke ich wenigstens, jeden Zweifel an der Entbehrlichkeit der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies aus.

Als Gefäße, in denen sich die Entwicklung der Eier vollzog, benutzte ich zweierlei. Einmal einen großen Glastrichter von 32 cm Öffnungsweite und 25 cm Höhe des Trichterteiles. Derselbe wurde senkrecht aufgestellt und von unten her ein mit Gummi abgedichtetes Glasrohr eingeführt. Bei drei weiteren Versuchsreihen kam ein Glaszylinder (*b*) von 10 cm Durchmesser und 52 cm Höhe zur Verwendung. Ein Glasrohr (*c*), das die Luft aus dem Wasserstrahlgebläse (*a*) zuführte, führte senkrecht bis zum Boden des Zylinders und trug auf dem aufgebogenen Schenkel die Brause (*d*) einer kleinen Gießkanne, um eine

bessere Verteilung des Luftstromes in einzelne Blasen zu erzielen. Zur weiteren Abschwächung der mechanischen Insulte sperrte noch ein feines Drahtnetz (*e*) einige Zentimeter höher diaphragmaartig den Binnenraum des Zylinders. Da es ringsum dicht anlag, war ein zeitweiliges Verfangen des Eierballens zwischen Brause und Zylinderwand mit Sicherheit ausgeschlossen. In beiden Gefäßen war ebenso eine zeitweilige Ruhe desselben unmöglich. Um dem Einwand, daß die Schwerkraft schon vor der Bewegung auf den Eiinhalt ordnend gewirkt haben könne, ein für allemal den Boden zu entziehen, verfuhr ich folgendermaßen:

1) Über die zu einem flachen Fladen bei etwa 2 mm Wasserstand in einer Glasschale ausgebreiteten Eier wurde durch Zerschneiden der Hoden bzw. Samenbläschen gewonnenes samenhaltiges Wasser gegossen, dieses durch einmaliges Herumschwenken der Schale möglichst verteilt, nach genau $1^1/_2$ Minuten unter dem Wasserhahn abgespült, ein Stück des Fladens abgelöst, was etwa 15 Sekunden dauerte, und in den Wasserwirbel gebracht, der Rest zur Kontrolle ruhig hingestellt.

2) Eier des andern Uterus wurden auf ein Stück in ausgespanntem Zustand getrockneter Schweinsblase, das auf den Boden einer flachen Glasschale gelegt und mit einer etwa 2 mm hohen Wasserschicht bedeckt war, in einfacher Lage ausgebreitet. Der Rand des Blasenstückes ringsum aufgehoben, so daß ein kleiner Beutel entstand; um den Hals desselben wurde eine Schlinge gelegt, dann durch denselben so viel Wasser zugefügt, daß der Beutel sich ziemlich füllte, einige Kubikzentimeter Samenwasser auf einmal zugebracht, unmittelbar nach dem Zurückziehen der Pipette vom Abwart die Schlinge zugezogen und der Beutel in den Wirbel fallen gelassen[1]. So wurde j e d e Zwischenzeit zwischen Besamung und Bewegung vermieden. Der Rand der Blase war in einige große, frei flatternde Lappen geteilt, die mit kleinen Stückchen Walzblei armiert waren. Dadurch wird eine recht unregelmäßige Bewegung vom ersten Augenblick an erreicht. Bald dieser, bald jener Lappen wird von einer stärkeren Luftblase getroffen, das Säckchen überschlägt sich bald in dieser, bald in jener Richtung. Bald sinkt es ab, bald wird es vom Strom wieder nach oben gerissen, kommt bald mit dem zusammengefalteten Rand, dann wieder mit der Rundung zuerst nach oben. Der

[1] Mag die Art des Versuchs auch kleinlich genau sein, so hielt ich diesen Modus doch für den sichersten ev. Einreden gegenüber. Aus demselben Grunde wurden auch stets frische Instrumente (Schere, Spatel) benutzt.

Weg von unten nach oben und umgekehrt wird etwa 15—20 mal in der Minute gemacht, dazu dreht das Säckchen sich noch um alle möglichen Achsen. Eine dabei etwa in Aktion tretende Zentrifugalkraft hätte, da das Säckchen in kurzem durch Quellung der Eihüllen die Form einer Kugel von etwa 6 cm Durchmesser annahm, höchstens 3 cm Radius zur Verfügung gehabt. Besonders hin- und hergeworfen wurde der flächenhaft ausgebreitete Eierkomplex. Über dessen Bewegung etwas Näheres auszusagen, als daß er auf- und abgestrudelt, herüber- und hinübergeworfen wurde, ist, wie das bei einer ungeordneten, d. h. »regellosen« Bewegung selbstverständlich ist, nicht möglich. Da ich die Wasserleitung auf ihren maximalen Druck beanspruchte, war die Durchlüftung des Wassers eine sehr ausgiebige, das Wasser war ständig von Luftblasen größeren und kleineren Kalibers völlig durchsetzt. Sah man der Bewegung der Eierballen zu, so mußte es direkt paradox erscheinen, hier noch an eine einseitig richtend wirkend äußere Kraft zu denken. Wenn die ruhenden Kontrolleier die zweite Furche ausgebildet hatten, wurden zum erstenmal die Strudeleier angehalten und Proben entnommen, da die Erfahrung gelehrt hatte, daß sie bei einer Temperaturdifferenz von 3° C. um eine Furche zurück waren. Die in der Schweinsblase eingeschlossenen Eier zeigten alle möglichen Stellungen ihrer Eiachsen, so wie sie gerade im Anfang hingebreitet waren; sie stellten sich auch bei längerer Ruhe nicht in die Gravitationsrichtung ein, offenbar, weil sie in Zwangslage sich befanden, worauf auch die sehr ausgesprochene polyedrische Form der Gallerthüllen hinwies, die nur so weit hatten aufquellen können, als der beschränkte Raum des fest verschnürten Säckchens gestattete. Verschiedene Stellung der Achsen wiesen auch die Eier des Fladens für die erste Zeit nach der Ruhestellung hin. Die mehr nach innen gelegenen Eier waren auch hier in Zwangslage, was sich aus dem spärlichen Wasserzusatz vor der Besamung erklärt. Kommen die Eier dann auch in eine größere Wassermenge, so vermag die Gallerthülle der inneren Eier doch nur nach den zwei freien Seiten hin, d. h. nach oben und unten im Sinne der ursprünglichen Ausbreitung auf dem Boden der Glasschale, zu quellen, während sie nach allen andern Richtungen durch die quellenden Hüllen der Nachbarn beschränkt sind. Dem unter gegenseitigen Druck zustande gekommenen Verkleben der Eier miteinander ist es wohl auch zuzuschreiben, daß sie während der ganzen Versuchsdauer, wie auch früher, zu einem einheitlichen Komplexe vereinigt blieben. Auch wenn, was bisweilen geschah, das Säckchen im weiteren Verlauf nicht mehr zugebunden

wurde, blieben die Eier dauernd an dem nun ausgebreiteten Blasenlappen hängen. Wenn bei MOSZKOWSKIS Versuchen der Eierballen schon nach 20 Minuten zerfiel, so kann das sowohl an reichlicherem Wasserzusatz gleich im Anfang, wie auch an einer lösenden Wirkung des stets frisch zuströmenden Wassers liegen.

In allen diesjährigen Versuchen, im ganzen vier, verlief die Furchung durchaus normal. An den bei jedem in den einzelnen Phasen der Entwicklung herausgenommenen Proben lassen sich, was ja am leichtesten für die Stadien der vier ersten Furchen geschehen kann, keinerlei Abweichungen vom typischen Verlauf der Furchen und der Größe der Zellen, entdecken. Insbesondere muß das stetige erste Auftreten der ersten Teilung am schwarzen Pol betont werden. Daß sich nicht alle Eier gleich widerstandsfähig gegen die zweifellos ungünstigen Entwicklungsbedingungen zeigten, ist nicht weiter verwunderlich.

Namentlich in den späteren Stadien steigert sich die Empfindlichkeit gegen das fortwährende Herumstrudeln, wie sich aus der mit der Dauer des Versuchs zunehmenden Zahl nicht weiter entwickelter Eier entnehmen lässt. Indessen erhielt ich bei dem ersten bereits am 25. Februar angestellten Versuche, der bis zum Ende durchgeführt wurde, freilebende Larven. Die weiteren Versuche wurden zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung abgebrochen, da das Tag und Nacht währende Geräusch des Wasserstrahlgebläses im Arbeitszimmer gerade keine Annehmlichkeit ist, und die Versuche der früheren Jahre ja, von dem einen dieses Jahres ganz abgesehen, die Möglichkeit der vollen Entwicklung gezeigt hatten.

Hinzufügen will ich noch, daß die mit Samenwasser in Schweinsblase eingebundenen Eier einen höheren Prozentsatz Embryonen gaben, als die, welche nur $1^1/_2$ Minuten mit Samenwasser in Berührung gestanden hatten, dann abgespült und gestrudelt wurden.

Einmal gingen mir sogar sämtliche $1^1/_2$ Minuten besamte und dann abgespülte, darauf ruhig gestellte Kontrolleier zugrunde.

Die Frage nach den Ursachen, welche die Lage der ersten Furche bei solchen einem jeden richtenden Einfluß entzogenen Eiern bestimmt, vermag ich nach der beschränkten Zahl der bis jetzt mikrotomierten Eier noch nicht zu beantworten; auch kam es mir zuerst und vor allem darauf an, die Selbstdifferenzierung des Froscheies gegen jeden, wenn auch nur denkmöglichen Einwurf klarzustellen.

MOSZKOWSKI (2) meinte: »Hätte KATHARINER die Eier gleich

nach der Befruchtung auf seinen Apparat gebracht, so würde er wohl dieselben Erfahrungen gemacht haben, wie O. Hertwig«, nämlich, daß die Eier sich nicht entwickelten, sondern zugrunde gingen. Bei O. Hertwig kamen die Eier unmittelbar nach der Befruchtung auf die Zentrifuge, unter die Einwirkung einer konstant gerichteten Zentrifugalkraft von ungefähr der zehnfachen Größe der Schwerkraft. Da die Eier zurzeit noch in Zwangsstellung waren, wurde der Eiinhalt total durcheinander gerührt; bei meinen Versuchen aber wurde die Intensität äußerer Kräfte nach Möglichkeit klein gehalten, aller Nachdruck dagegen auf einen fortwährenden Wechsel ihrer Richtung gelegt. Daraus erhellt, daß von einer Kollision der Resultate von O. Hertwig und mir keine Rede sein kann.

Literaturverzeichnis.

1) Kathariner, L., Über die bedingte Unabhängigkeit der Entwickelung des polar differenzierten Eies von der Schwerkraft. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

2) Moszkowski, M., Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 60. 1902.

3) Kathariner, L., Weitere Versuche über die Selbstdifferenzirung des Froscheies. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIV. 1902.

4) Roux, W., Das Nichtnöthigsein der Schwerkraft für die Entwickelung des Froscheies. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIV. 1902.

5) Morgan, T. H., The Dispensibility of Gravity in the Development of the Toad's Egg. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.

6) Moszkowski, M., Zur Analysis der Schwerkraftwirkung auf die Entwicklung des Froscheies. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 61. 1902.

7) Hertwig, R., Der Furchungsprozess, S. 615 in: Handbuch der Entwickelungslehre, herausgeg. v. O. Hertwig.

8) Moszkowski, M., Über den Anteil der Schwerkraft an der Entwickelung des Froscheies mit besonderer Berücksichtigung der jüngsten Experimente Kathariners. Verhandl. Anat. Ges. 1903.

Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden.

Von

Wolfgang Ostwald.

(Aus dem Zoologischen Institut in Leipzig.)

Mit 7 Figuren im Text.

Eingegangen am 26. Juni 1904.

Inhaltsübersicht.

I.

Der Begriff des Saisondi- oder polymorphismus wurde von WALLACE aufgestellt, der die schon früher bekannte Erscheinung, daß zwei oder mehrere Variationsformen derselben Species in regelmäßiger Weise sich mit der Jahreszeit ablösten, zuerst mit diesem Namen bezeichnete. Während aber bis zu jener Zeit hauptsächlich nur die Aufmerksamkeit der Systematiker[1]) sich auf diese bemerkenswerten Tatsachen erstreckte, gewannen sie ein allgemeineres und insbesondere biologisches Interesse zuerst durch die berühmten Untersuchungen von DORFMEISTER[2]) und WEISMANN[3]), welche durch Züchtungsversuche die direkte Abhängigkeit der Saisonvariationen spez. gewisser Schmetterlinge von der Temperatur der betreffenden Jahres-

[1]) Siehe z. B. ZELLER, Stett. ent. Z. 1849. T. 10; STAUDINGER, ibidem 1862. T. 23 usw.

[2]) DORFMEISTER, Mitth. d. naturw. Ver. f. Steiermark. 1864 u. 1879.

[3]) WEISMANN, Studien z. Descendenztheorie. I. Leipzig 1875.

zeit erwiesen. Diese Abhängigkeit erstreckte sich sogar so weit, daß durch willkürliche Änderung der Züchtungstemperatur nicht nur jede der bekannten Variationen, sondern auch in der freien Natur unbekannte Zwischenformen gezogen werden konnten. Seit diesen Untersuchungen haben sich in schneller Folge die Nachrichten über Variationsgruppen, welche sich in einem derartigen Sinne deuten lassen, gemehrt. Speziell auf den besonders ins Auge fallenden Saisonpolymorphismus der Schmetterlinge beziehen sich zahlreiche spätere Arbeiten, so die von EIMER[1]), MAYER[2]), URECH[3]), TRIMEN[4]), MARSHALL[5]), RUHMEN[6]), sowie insbesondere die von MERRIFIELD[7]), E. FISCHER[8]) und STANDFUSS[9]). Sodann aber eröffnete sich eine neue, insbesonders reiche Fundgrube derartiger Erscheinungen durch das nähere Studium der niederen Süßwasserflora und -Fauna, ein Studium, das durch die Gründung und Entwicklung eines neuen Wissenschaftszweiges, einer Süßwasserplanktologie, seine Bedeutung zum Ausdruck brachte. Hier zeigten sich jahreszeitliche Veränderungen bei fast allen Organismenklassen. So wiesen Temperaturvariationen nach

bei niederen pelagischen Pflanzen:

APSTEIN[10]), ZACHARIAS[11]), WESENBERG-LUND[12]) LEMMERMANN[13] bei *Dinobryon*;

WESENBERG-LUND[14] bei *Asterionella*; nach dem letzteren Autor ist eine derartige Variabilität noch wahrscheinlich, wenn auch noch nicht nachgewiesen bei *Fragilaria*[15])[16]);

---

1) EIMER, Die Entstehung d. Arten usw. Jena 1888.
2) MAYER, Psyche (engl.). Vol. 8. 1897.
3) URECH, C. R. Trav. 80. Sess. Soc. Helv. Sc. N. 1897.
4) TRIMEN, Trans. Lond. Ent. Soc. 1897 u. Nature. Vol. 59.
5) MARSHALL, Ann. Mag. N. H. (7). Vol. 2. Doublin.
6) RUHMEN, Entom. Nachrichten. 24. Jahrg.
7) MERRIFIELD, The Entomologist. 1892 u. 1893.
8) E. FISCHER, Allg. Ztschr. f. Entom. Bd. 6 u. Transmutation d. Schmetterlinge usw. Berlin 1895.
9) STANDFUSS, N. Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw. Bd. 36.
10) APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896.
11) ZACHARIAS, Forschungsber. d. Biol. St. Plön. Bd. I u. Bd. II (1894).
12) WESENBERG-LUND, Biol. Centralbl. 1900.
13) LEMMERMANN, Forschungsber. d. Biol. St. Plön. Bd. X. 1903.
14) WESENBERG-LUND, Biol. Centralbl. 1900.
15) Ibidem.
16) Auch bei höheren Pflanzen ist neuerdings deutlicher Saisonpolymorphismus nachgewiesen worden von WETTSTEIN, Akademieber. d. math.-nat. Kl. Wien 1899.

bei **Infusorien**:

LAUTERBORN[1]), APSTEIN[2]), ZACHARIAS[3]), WESENBERG-LUND[4]) bei *Peridinum* und *Ceratium*;

WESENBERG-LUND[5]) außerdem bei *Dilephus trachelioides* Zach.;

bei **Rotatorien**:

LAUTERBORN[6]), BURCKHARDT[7]), WESENBERG-LUND[8]) bei *Polyarthra*;

WESENBERG-LUND[9]) ferner bei *Synchaeta* und *Asplanchna*;

ZACHARIAS[10]) und M. VOIGT[11]) bei *Triarthra*;

APSTEIN[12]), LAUTERBORN[13]), WESENBERG-LUND[14]) bei *Anuraea* usw.;

bei **niederen Crustaceen**:

P. E. MÜLLER[15]), SARS[16]), KING[17]), HERRICK[18]), STINGELIN[19]), RICHARD[20]), LUNDBERG[21]), STEENROOS[22]), BURCKHARDT[23]) usw. bei Daphnien;

P. E. MÜLLER[24]), SARS[25]), ZACHARIAS[26]), STEENROOS[27]), APSTEIN[28]), LUNDBERG[29]), BURCKHARDT[30]), WESENBERG-LUND[31]) bei *Hyalodaphnia* usw. usw.

Eine gute Zusammenstellung der wichtigsten Saisonvariationen bei niederen Süßwasserorganismen gibt WESENBERG-LUND in seiner hier oft zitierten Arbeit: Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralbl. 1900.

---

1) LAUTERBORN, Biol. Zentralbl. Bd. 18. 1898.
2) APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896.
3) ZACHARIAS, Plöner Ber. Bd. I u. II.
4) WESENBERG-LUND, l. c. 5) Ibidem.
6) LAUTERBORN, l. c.
7) BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.
8) WESENBERG-LUND, l. c. 9) Ibidem.
10) ZACHARIAS, l. c.
11) M. VOIGT, nach einstweilen noch mündlicher Mitteilung.
12) l. c. 13) l. c. 14) l. c.
15) P. E. MÜLLER, SCHIÖDTE nat. Tidskr. III. Vol. 5. 1868.
16) SARS, Christiania forh. ved. selsk. 1890.
17) KING, Proc. Roy. Soc. van Diemensland. Vol. 2. Part. 2.
18) HERRICK, Geol. a. nat. hist. surv. of Minnesota.
19) STINGELIN, Plöner Berichte. Bd. 5. 1897.
20) RICHARD, Ann. d. Sc. Nat. Zool. Sér. 7. 1895 u. Sér. 8. T. 2. 1896.
21) LUNDBERG, Bihang t. Svensk. Vet. Akad. Handl. T. 20. 1894.
22) STEENROOS, Acta soc. pr. Fauna et Flor. Fennica. T. 17. 1898.
23) BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.
24) l. c. 25) SARS, l. c.
26) ZACHARIAS, Plöner Berichte. Bd. I. II u. X.
27) l. c. 28) l. c. 29) l. c. 30) l. c. 31) l. c.

Vergleicht man nun die aufgezählten Arbeiten über Saisonpolymorphismus untereinander, so läßt sich insbesondere ein bedeutsamer Unterschied feststellen. Zunächst bestand der Nachweis einer Temporalvariabilität definitionsgemäß nur darin, daß auf statistischem Wege gezeigt wurde, wie in regelmäßiger und jährlich wiederkehrender Reihenfolge die einzelnen zur betreffenden Variationsgruppe gehörigen Saisonformen einander ablösten. Die Methodik dieses Nachweises war der Literatur entsprechend dreierlei Art. Teils konnte er durch gelegentliche sprunghafte Feststellungen der zur Zeit vorkommenden oder vorherrschenden Variationen, teils durch regelmäßige kontinuierliche Beobachtungen z. B. ein und desselben Wasserbeckens, teils aber auch, für den Fall nämlich, daß die Variationen nicht sprunghafte, sondern ineinander übergehende sind, durch Tabellen, welche an beliebig gesammelten, bezeichneten und geordneten Exemplaren die Veränderung der einzelnen Eigenschaften mit der Jahreszeit zeigten, erbracht werden. Im ersteren Sinne sind wohl die meisten der obengenannten Temporalvariationen festgestellt worden. Schwieriger war die Ausführung der zweiten Methode, indem dieselbe fast ausschließlich, speziell was die Temporalvariationen niederer Wasserorganismen anbetrifft, an das Vorhandensein von Stationen gebunden ist. Gearbeitet haben nach ihr insbesondere ZACHARIAS in Plön (seit 1893), WESENBERG-LUND in Lyngby (am Fursee und Frederiksborger Schloßsee) und BURCKHARDT (am Vierwaldstätter See). Nach der dritten Methode endlich sind z. B. die Untersuchungen von LAUTERBORN[1]) über die Temporalvariation von *Anuraea*, von BURCKHARDT[2]) über die von *Bosmina* und *Daphnia* ausgeführt worden. Der wesentlichste hier in Betracht kommende Unterschied dieser drei Methoden besteht in der verschiedenen Sicherheit ihrer Ergebnisse. Als genauester, wenn auch mühsamster Weg ist hierbei ohne Zweifel die tägliche Beobachtung, wie sie an Stationen geschehen kann, zu bezeichnen.

Während sich aber die mit Hilfe der drei letztgenannten Methoden unternommenen Untersuchungen der Definition der Temporalvariabilität entsprechend nur auf die Feststellung des zeitlichen Zusammenhanges zwischen den einzelnen Variationsformen beschränken, bedeuten ihnen gegenüber eine kleinere Anzahl von Arbeiten, die von DORFMEISTER, WEISMANN, E. FISCHER und STANDFUSS einen beträcht-

1) LAUTERBORN, l. c.
2) BURCKHARDT, l. c.

lichen Fortschritt insofern, als in ihnen das bezeichnete Abhängigkeitsverhältnis einer weiteren, erfolgreichen Analyse unterworfen wurde. Denn während die Untersuchungen der Mehrzahl der Autoren den bestimmenden Einfluß z. B. eines Faktors der komplexen Größe Jahreszeit, den Einfluß bei Temperatur nur wahrscheinlich machen aber nicht beweisen konnten, haben die bezeichneten Forscher den Beweis dieser Vermutung (für eine Organismengruppe) erbracht. Ein derartiger analysierender Beweis, welcher meist den Eindruck eines bedeutenden causalen Fortschrittes macht, ist nur möglich durch das Experiment. Darin aber, daß es in einer Anzahl von Fällen gelungen ist, den Begriff der Temporalvariabilität näher zu charakterisieren und ihn in den engeren und schärferen einer Temperaturvariabilität umzuwandeln, besteht der wichtige oben angedeutete Unterschied innerhalb der bisherigen Untersuchungen. Zugleich liegt hierin aber auch die Anregung, den Versuch zu machen, die so bezeichneten Lücken durch die Feststellung des allein bestimmenden Einflusses der Temperatur auch bei den statistisch festgestellten Temporalvariationen anderer Organismen auszufüllen. Die folgenden Untersuchungen entsprangen zunächst dieser Überlegung.

Sodann aber schien folgender Gedankengang noch für die besondere Zweckmäßigkeit einer derartigen Untersuchung zu sprechen. Bei der Feststellung des Temperatureinflusses auf die Variationsbildung der Schmetterlinge handelte es sich um thermische Wirkungen fast ausschließlich auf die Färbung und Zeichnung der Tiere, also um besonders deutliche und relativ scharf definierbare physikalisch-chemische Prozesse. Wenn schon auch diese Vorgänge in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur noch nicht weit analysierbar sind, so finden sich doch weit eher Angriffspunkte in der Chemie resp. physikalischen Chemie für ihre Erklärung als z. B. einstweilen Aussicht vorhanden ist, den eventuellen Einfluß der Temperatur auf morphologische Vorgänge spez. auf Wachstumsgeschehnisse einer derartigen irgendwie erfolgreichen Analyse zu unterziehen. Bei den Temporalvariationen der niederen Wasserorganismen handelt es sich aber fast ausschließlich um rein morphologische Veränderungen. Infolgedessen hat der ev. Nachweis einer direkten Abhängigkeit nicht nur des Wachstums überhaupt, sondern insbesondere auch eines spezifischen Wachstums von der Temperatur ein größeres, vor allem entwicklungsphysiologisches Interesse. Auch dieser Gedanke ließ eine derartige Untersuchung unternehmenswert erscheinen.

Was die Wahl des Materials anbetraf, so mußte von vornherein einer Hauptschwierigkeit Rechnung getragen werden, eine Schwierigkeit, welche wohl auch der ausschlaggebende Grund des Fehlens experimenteller Beweise für die Abhängigkeit der Saisonvariationen weiterer Organismen von der Temperatur gewesen ist. Diese in der Tat äußerst unangenehme Eigenschaft der in Frage kommenden Organismen besteht in ihrer sehr geringen Lebensfähigkeit, die speziell Züchtungsversuche bei der größten Mehrzahl der Arten bis jetzt unmöglich gemacht hat. Diese Vergänglichkeit besonders des Süßwasserplanktons ist genügend bekannt und aus den Lebensbedingungen dieser Organismen ja auch erklärlich. Die meisten Autoren geben übereinstimmend an, daß bei Zimmertemperatur frische Planktonfänge wenige Stunden, bei höherer Temperatur natürlich noch kürzere Zeit und auf Eis vielleicht 1—2 Tage lang lebend zu erhalten sind[1]. Umgekehrt war es zum Zwecke der Untersuchung unbedingt erforderlich, wenigstens einige Tage dauernde Versuche bei höherer, sommerlicher Temperatur anzustellen. Trotz dieser scheinbaren Aussichtslosigkeit eines solchen Unternehmens erwies sich aber bei näherem Zusehen, daß diese oben bezeichnete Regel nicht für alle Species und insbesondere nicht für alle Kulturbedingungen gilt.

Ein zweiter erschwerender Grund war die meist mikroskopische Größe der in Frage kommenden Organismen, welche ein isoliertes Züchten unter den für die Lebenserhaltung in der Gefangenschaft notwendigen Bedingungen vereitelte. Aus diesem Grunde konnten besonders die Rotatorien, welche wohl die reichhaltigsten und ausgeprägtesten Temporalvariationen unter den Planktonorganismen zeigen, nicht verwendet werden. Für diese letztere Tiergruppe kam noch hinzu, daß die Fortpflanzungsverhältnisse derselben noch zum großen Teil unbekannt waren, so daß noch eine beträchtliche Vorarbeit einzelwissenschaftlicher und vom Plan der Untersuchung abweichender Art zu leisten gewesen wäre.

Die genannten Gründe machten die Auswahl des Materials zu einer unerwünscht kleinen und es erwiesen sich zuletzt nur die Ento-

---

[1]) So sagt z. B. schon SCHÖDLER, l. c. S. 27 für *Hyalodaphnia*: »Denn eine fortgesetzte Entwicklungs-Beobachtung an ein und demselben Individuum ist wegen der äußerst zarten Natur dieser Thierchen, welche in der Gefangenschaft selten länger als 2 Tage ausdauern, nicht wohl ausführbar.« Analoge Bemerkungen finden sich in fast allen Planktonarbeiten, die sich mit lebendem Material beschäftigt haben.

mostraken als brauchbar. Unter diesen kamen in Frage: Die eulimnetischen Species *Bosmina* und *Hyalodaphnia*, sowie die Species *Daphnia* als diejenigen Formen, an welchen bis jetzt eine deutliche Temporalvariation festgestellt worden ist. Die Untersuchungen über *Hyalodaphnia* und *Daphnia* sollen im folgenden beschrieben werden.

II.

A. Allgemeines.

1) Das in Frage kommende Genus *Hyalodaphnia* wurde aufgestellt und zum ersten Male näher charakterisiert durch Schödler[1]) im Jahr 1866. Allerdings war der Hauptrepräsentant des Genus, die Species *H. cristata* bereits 1862 von Sars[2]) unter dem Namen *Daphnia cristata* beschrieben worden, doch wurde von Schödler die Beschreibung bedeutend vervollständigt, sowie eine Reihe andrer sehr verwandter Formen mit der genannten Art unter einem Namen (*Hyalodaphnia*) zusammengefaßt. Auch Sars hat sich später selbst dieser Einteilung und Bezeichnung angeschlossen[3]). Schon Schödler bemerkte die außerordentliche Variabilität des Genus und sah sich veranlaßt neben einzelnen nach seiner Ansicht deutlich voneinander trennbaren Species (*Hyalodaphnia cristata, H. Cederströmi, H. cucullata, H. Kahlbergensis*, *H. berolinensis*) eine Anzahl von Variationen zu unterscheiden, welche den Übergang zwischen den genannten Species darstellten (z. B. *v. sima* und *v. lacustris* als Endglieder einer Reihe, in deren Mitte *H. berolinensis* steht usw. usw.). Mit der Zeit mehrten sich die Angaben über die große Variabilität nicht nur dieser Species, sondern des Planktons überhaupt, so daß bald die Notwendigkeit zutage trat, Zusammenfassungen resp. Verschmelzungen von Variationen zu Gruppen vorzunehmen. In diesem Sinn entstanden die ausgezeichneten Arbeiten von Jules Richard, Revision des Cladocères. Ann. des sciences nat. Zool. T. XVIII. 1894 u. T. II. 8ième série 1896, eine Bearbeitung der Rotatorien im gleichen Sinne durch Rousselet[4]) und Weber[5]) usw. Da wurde 1890 von Sars[6]), nachdem schon

---

1) Schödler, Tr. Archiv f. Naturgesch. V. 32.
2) Sars, Christiania forh. ved. selsk. Aar 1861.
3) Sars, ibidem, aar 1890. No. 1.
4) Rousselet, Journ. Quek. Mikr. Soc. Sér. 2. Vol. 6. 1897.
5) Weber, Revue Suisse d. Zool. T. 5. 1898.
6) Sars, l. c. 1890.

früher von POPPE[1]), P. E. MÜLLER[2]) und ZACHARIAS[3]) ähnlichen Gedanken, wenn auch in noch unbestimmter Form, Ausdruck gegeben worden war, darauf aufmerksam gemacht, daß diese Variabilität spez. die von *Hyal. cristata* in gewissem Sinne eine geordnete sei. Er fand nämlich bei *Hyalodaphnia*, daß, während die normale Form *H. cristata* bekanntermaßen im Sommer zu finden war, eine Varietät derselben mit abgerundetem Kopfe als *forma vernalis* regelmäßig nur in den ersten Frühlingsmonaten auftrat. Diese Beobachtungen wurden nun wiederholt bestätigt und erweitert. So gelang es z. B. ZACHARIAS[4]) am Plöner See genau den Formenkreis, welcher spez. von dem Kopfkontour von *Hyalodaphnia* während eines ganzen Jahres durchlaufen wurde, festzustellen und abzubilden. Dieselbe Erscheinung konnte WESENBERG-LUND[5]) in Dänemark feststellen und ähnliche Resultate ergaben die Untersuchungen von APSTEIN[6]), STEENROOS[7]) und BURCKHARDT[8]). Dabei stellten sich allmählich zwei Formenkreise heraus, von denen der eine die Species resp. Variationen von *H. cristata-Kahlbergensis-berolinensis*, der andre die sehr nah verwandten Formen *D. hyalina-cucullata-apicata* umschloß. Durch diese Arbeiten war die Temporalvariabilität des Genus *Hyalodaphnia* auf statistischem Wege erwiesen worden und die weitere Analyse des Problems hatte sich also an die letztgenannten Untersuchungen zu knüpfen.

2) Es handelte sich nun darum, das Versuchsmaterial in ausreichender Menge zu verschaffen. Ich fischte im Sommer 1902 in fast allen größeren stehenden Gewässern und Teichen der Umgebung von Leipzig, ohne daß es mir aber gelang, diese Species hier nachzuweisen. Es ist nicht unmöglich, daß meine im Vergleich zu der ausgebildeten Methodik der eigentlichen Planktologie etwas unvollkommene Fangweise, insbesondere der Umstand, daß mir nur selten Boote zur Verfügung standen und ich fast ausschließlich auf Wurffänge vom Ufer aus angewiesen war, Schuld an diesem ungünstigen Resultate hat. Anderseits ist auch zu berücksichtigen, daß *Hyalo-*

1) POPPE, Abh. nat. Ver. Bremen. 1889.

2) P. E. MÜLLER, Naturh. Tidskr. III. Rekke. Bd. 5. 1868. Kjöbenhavn.

3) ZACHARIAS, Schr. d. nat. Ges. Danzig. Bd. VI. 1887 u. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.

4) ZACHARIAS, Plöner Ber. Bd. I, II u. X.

5) WESENBERG-LUND, Biol. Zentralbl. 1900.

6) APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896.

7) STEENROOS, Acta soc. pro Fauna et Flora Fennica. T. 17. 1898.

8) BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.

daphnia als eulimnetische Species vorzugsweise in tieferen und wohl auch meist größeren Gewässern lebt, während die Leipziger Gewässer im Gegensatz hierzu nur eine maximale Tiefe von etwa 5—6 m aufweisen. Endlich aber ist es ein nicht ungewöhnliches Vorkommnis, daß eine oder die andre sonst häufige Planktonspecies in einem Jahre sehr selten ist oder überhaupt fehlt[1]).

Ich besuchte deshalb im Herbst 1902 die Plöner Biologische Station, in der Hoffnung, dort das gesuchte Material zu erlangen. In der Tat gelang es mir bald, insbesondere dank des ratenden Beistandes des Leiters der Station, Herrn Dr. O. ZACHARIAS, sowie der tatkräftigen Unterstützung meines Freundes, des damaligen Assistenten Dr. M. VOIGT, Hyalodaphnien in genügender Menge mir zu verschaffen. Ich fischte die Species und zwar die kurzhelmige Varietät derselben (*H. cristata*) in der Zeit von Oktober bis Dezember aus folgenden Seen der Plöner Umgebung:

Großer Plöner See, allerdings nur spärlich und in größeren Tiefen (Schließnetzfänge von etwa 30 m und tiefer); bis etwa 20 m kein Exemplar.

Schoe-See, ziemlich zahlreich.

Trammer-See, spärlich.

Ferner besonders häufig, ja neben *Cyclops strenuus*, *Bosmina* und einigen wenigen *Fragilaria* und *Melosira*bändern als fast einzigen Vertreter des Planktons im Trentsee.

Nicht wiedergefunden habe ich die Species z. B. im Edebergsee, obgleich sie auch hier vorkommt. Ein nicht unwahrscheinlicher Grund für das Fehlen der Species gerade in diesem See liegt wohl in dem gleichzeitig beobachteten massenhaften Auftreten von Schizophyceen, spez. von *Aphanizomeron*. Es existieren nämlich einige allerdings noch sehr der Erweiterung bedürftige Beobachtungen über die Koexistenz verschiedener Planktonorganismen, Beobachtungen, welche unter andern zu einer Unterscheidung von sog. Dinobryonseen und Chroococcaceenseen[2]) geführt haben, d. h. zu Typen von Seen, deren Charakteristikum in der Beschaffenheit der koexistierenden Planktonorganismen liegt. Im Anschluß an diese Erfahrungen möchte ich auch die berichtete Tatsache deuten

[1]) Siehe z. B. ZACHARIAS, Plöner Ber. II. 1894. S. 105 ff. In der Umgebung von Leipzig nachgewiesen ist meines Wissens *Hyalodaphnia*, und zwar die Varietät *H. hermani* Daday, nur einmal von ZACHARIAS in Plöner Ber. Bd. VI. S. 119.

[2]) Siehe z. B. APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896. S. 94 ff.

und zwar so, daß *Hyalodaphnia* zwar häufig mit Diatomeen, nicht aber in demselben Maße mit Schizophyceen vergesellschaftet lebt. Insbesondere scheint mir der Umstand hierfür zu sprechen, daß die Nahrung der Hyalodaphnien wohl ausschließlich aus Kieselalgen besteht. Denn untersucht man den Darm lebender Tiere, so wird man ihn fast stets gelblich, grünlich, rosa oder violett, jedenfalls fast immer aber von einer reinen, etwas durchsichtigen Farbe, die wahrscheinlich das Resultat der Einwirkung der Verdauungssekrete auf den Diatomin genannten Farbstoff der Kieselalgen darstellt, erblicken. Niemals dagegen habe ich eine lebende, frisch gefangene Hyalodaphnie mit einem körnigen bräunlichen oder bläulichen usw. Darminhalt, wie er für die Verdauungsprodukte von Cyanophyceen typisch ist, beobachten können. Daß aber in der Tat Diatomeen und wohl ausschließlich solche von Hyalodaphnien als Nahrung benutzt werden, habe ich durch später zu beschreibende Versuche nachweisen können.

3) Neben der wechselnden Häufigkeit der Hyalodaphnien in den einzelnen Fängen stellte sich noch ein bemerkenswerter Unterschied in der Lebenszähigkeit der aus verschiedenen Seen stammenden Entomostraken heraus. Obgleich es mir gelang, durch Einpacken in Eis und durch Dunkelstellen Hyalodaphnien aus dem Gr. Plöner-, Schoe- und Trammersee mehrere Tage (bis zu drei) am Leben zu erhalten, so wurde diese an und für sich ziemlich bemerkenswerte Lebenszähigkeit bei weitem übertroffen von dem aus dem relativ kleinen Trentsee gefischten Material, das ich in denselben Gefäßen, in welche ich es gleich nach dem Fange gebracht hatte, in größter Mehrzahl 1—2 Wochen am Leben erhalten konnte, dazu in einer von etwa 8—18° C. wechselnden Zimmertemperatur. Es ist außerdem zu berücksichtigen, daß diese Trentseefänge quantitativ bei weitem die reichsten waren, nicht nur an *Hyalodaphnia*, sondern auch an *Bosmina*, Diatomeen und besonders an *Cyclops strenuus*, daß daher die Gefahr einer Vergiftung des Wassers durch abgestorbene Individuen hier noch viel größer war als in den andern Fängen. Einen zureichenden Grund für dies isolierte Verhalten des Trentseematerials vermag ich nicht anzugeben; eine bemerkenswerte chemische oder physikalische Eigenschaft des Trentseewassers, etwa ein ausgezeichneter Kalkgehalt usw. ist nicht bekannt. Sicher ist allerdings, daß, wie schon oben angedeutet wurde, die allgemeine Zusammensetzung des Planktons auf seine Lebenszähigkeit einen großen Einfluß hat, und daß insbesondere das Vorhandensein von

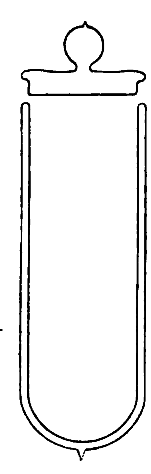
den leicht absterbenden und verweslichen Cyanophyceen die Lebensdauer abkürzt. Während im Trentseematerial nicht eine einzige der sonst zu jener Zeit in andern Gewässern vorkommenden Schizophyceen, wie *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Bothriococcus*, *Coelosphaerum* usw., gefunden wurde, konnte man bei andern Fängen sehr bald schon makroskopisch das Vorhandensein der Blaualgen nachweisen, indem die betreffenden Gläser, zum Teil nach wenigen Stunden einen bläulichen, milchigen Schimmer, herrührend von den Verwesungsprodukten der Algen resp. ihrem Phycocyan aufwiesen.

4) Als zweckmäßigste Versuchsanordnung bzw. Kulturmethode ergab sich nach einigem Probieren folgende: Da es sich um Versuche mit konstanten Temperaturen handelte, war es zweckmäßig, zunächst einen Versuchsraum von möglichst gleichmäßiger Eigentemperatur zu wählen; in Betracht kam ein nach Norden gelegener Keller der Biologischen Station, dessen Temperatur zwar keineswegs überaus gleichmäßig war (sie schwankte ungefähr innerhalb 6°), der jedoch dem infolge der Tagesheizung sehr unregelmäßig erwärmten Laboratoriumszimmer selbstverständlich vorzuziehen war. Hier sollte zunächst ein Thermostat für eine höhere Temperatur (etwa 20—25°) aufgestellt werden, eine Absicht, die aus Mangel an Gas oder Elektrizität nur eine annähernde Verwirklichung finden konnte. Es wurde auf einem Ziegelsteinunterbau ein größeres Glasbassin mit untergelegtem Metallblech gesetzt, und zwar so, daß das Bassin nur von diffusem, nicht zu starkem Tageslicht getroffen werden konnte. Das mit Wasser angefüllte Bassin erwärmte ich zunächst mit mehreren freien Lämpchen, welche das bekannte Gemisch aus Rüböl und Petroleum brannten, später aber mit einer einzigen großen Petroleumlampe. Natürlich ist dieser sehr primitive Apparat nicht mit dem Namen eines Thermostaten zu bezeichnen; indessen entsprachen die regelmäßigen täglichen Temperaturschwankungen ungefähr der Temperaturvariabilität des Raumes selber, betrugen also zunächst nicht über 6°. Etwas verbessert wurde dieser Umstand dadurch, daß ich das nächtliche Sinken der Temperatur durch ein Größerdrehen der Lampe am Abend zu kompensieren suchte. Wenn trotzdem noch die Temperatur um einige Grade schwankte, so ist dieser Umstand unwesentlich in Anbetracht einmal der biologischen Natur der Versuche und anderseits der Tatsache, daß derartige regelmäßige und gleichsinnige tägliche Schwankungen ja auch in der freien Natur vorhanden sind. — Die Temperatur dieses Wasserbades betrug zwischen 18—23°.

Ebenfalls im Bestreben möglichst konstante Temperatur zu erhalten, wählte ich als eigentliche Versuchsbehälter zylindrische und ziemlich dickwandige Gläser von etwa 10—15 cm Höhe und 5—6 cm Durchmesser. Diese Versuchsgläser wurden entweder an einem starken Drahte am Rand des Bassins in das Bad gehängt, oder aber sie schwammen nur halb bis dreiviertel mit Wasser gefüllt frei im Bassin herum. In beiden Fällen wurde darauf gesehen, daß sich noch ein Luftvolum unter dem Wasserspiegel befand und damit miterwärmt wurde.

Was die Versuchsanordnung für niedrige Temperaturen anbetrifft, so ist ein derartiger Thermostat bekanntlich weit schwieriger mit einfachen Mitteln aufzustellen. Als geeignetste Annäherung an eine solche Vorrichtung erschienen mir endlich Gefäße, welche ich im Gedanken an die sog. Dewarschen Gefäße zur Aufbewahrung verflüssigter Gase habe herstellen lassen. Wie Figur 1 zeigt, sind dies doppelwandige Röhren, deren Mantel möglichst weit luftleer gepumpt worden ist und infolgedessen die Fähigkeit der Wärmeleitung und -strahlung zu einem großen Teile verloren hat. Ein gleichfalls ausgepumpter hohler Deckel oder besser noch ein dichter Wattepfropf schließt die Öffnung. Wie schon die Anwendung derartiger Gefäße zur Aufbewahrung sehr tief abgekühlter Flüssigkeiten wie flüssiger Gase lehrt, konnte ich mich davon überzeugen, daß z. B. die gleiche Menge fein zerstoßenes Eis in einem derartigen verschlossenen Gefäß 3—4 mal soviel Zeit braucht um zu schmelzen als in einem gewöhnlichen Glas von gleichen Dimensionen. Diese Gläser wurden nun in einen Glaskübel gestellt, in dem sich andauernd Wasser mit Eis befand, so daß die Temperatur nur sehr selten einige Grade über 0 stieg.

Fig. 1.



Kulturgefäß für niedrige Temperaturen.

In diese Versuchsgläser wurden die unter dem Mikroskop herausgesuchten Hyalodaphnien gebracht, und zwar, was mir besonders wichtig erschien, immer nur ein Tier in ein derartiges Gefäß. Allerdings ergaben sich in der ersten Zeit nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten das meist sehr durchsichtige und kleine Tier in der relativ großen Wassermasse aufzufinden, indessen lernte ich diese Technik nach einiger Übung. Ebenfalls etwas zeitraubend und unangenehm

war das tägliche Fangen der einzelnen Individuen mittels einer Pipette, zum Zwecke der Untersuchung auf einem nassen Objektträger unter dem Mikroskop. Ich habe in der ersten Zeit während dieser Prozedur viele Verluste zu erleiden gehabt, und es ist immerhin auch für die Lebenszähigkeit der Hyalodaphnien bemerkenswert, daß einige derselben bei 30—40facher Wiederholung dieses Vorganges mit dem Leben davon kamen.

Das Wasser, welches sich in den Gefäßen befand, entstammte selbstverständlich immer nur dem Gewässer, aus welchem das Tier selbst gefangen worden war, da doch gewisse, wenn auch noch nicht näher definierbare chemische usw. Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Seen zu bestehen scheinen. Vor allen Dingen ist natürlich Wasserleitungswasser vollständig auszuschließen. Um möglichst alle Unreinigkeiten, andre Organismen und sonstige Störungen auszuschließen, wurde das Wasser vorher noch sorgfältig filtriert.

Es gelang mir auf diese Weise nicht nur in den Kälteversuchen, sondern auch bei der relativ sehr hohen Temperatur von über 20° die Hyalodaphnien zunächst einige Tage am Leben zu erhalten resp. ihre parthenogenetischen Eier im Brutraum sich weiter entwickeln zu lassen. Dann aber starben sie ab, die Eier entwickelten sich nicht weiter resp. abortierten, oder traten trotz deutlich sichtbarer Differenzierung im Ovarium nicht in den Brutraum über. Der sehr naheliegende Grund hierfür bestand augenscheinlich in dem Futtermangel bei der bisherigen Anordnung. Um nun die Schwierigkeit des Wiederauffindens der Tiere, insbesondere der eben geborenen Jungen nicht noch zu vergrößern, versuchte ich, ob limnetische Pflanzen, die ich in einer Reibschale zerrieb und mit der Pipette tropfenweise den Versuchsgläsern zusetzte, von den Daphnien genommen würden. Dieser Versuch gelang vortrefflich mit zerriebenen Diatomeen (*Fragilaria*, *Melosira* usw.), mißglückte durchaus, wie schon oben angedeutet wurde, bei Cyanophyceen (*Aphanizomenon*, *Anabaena* usw.). Auch nur eine geringe Beimengung von Schizophyceen zu den zerriebenen Kieselalgen zeigte dadurch, daß sie schon in sehr kurzer Zeit eine Trübung des Wassers hervorrief, ihren verderblichen Einfluß. Ein sicheres Kennzeichen für die Reinheit des zerriebenen Diatomeenmaterials bestand darin, daß beim Vorhandensein von Cyanophyceen der Inhalt der Reibschale, meist schon während des Reibens bläulich, unter Umständen sehr intensiv dunkelblau wurde. Allerdings nahm der Darminhalt der auf diese Weise gefütterten Hyalodaphnien nicht die normale, schöne, reine Färbung

an, sondern zeigte meist einen hellen gelblich, bis grünlichgrauen Ton; doch war die Nahrungsaufnahme sicher, insbesondere bei den im Versuchsglase geborenen Individuen zu konstatieren.

Nachdem auch diesem Umstand Rechnung getragen worden war, gelang es mir einzelne Hyalodaphnien nicht nur wochenlang am Leben zu erhalten, sondern auch mehrfach Junge zu züchten. Das Maximum der Lebenszähigkeit oder der Anpassungsfähigkeit an die Existenzbedingungen der Versuchsanordnung besaß ein Exemplar, welches 5 Wochen lang im Wärmebassin lebte und sich in bezug auf seine Reproduktionsfähigkeit wie folgt verhielt (Auszug aus dem Versuchstagebuch):

11. Nov. eingesetzt mit 3 Eiern;
13. Nov. die Embryonen scheinen abortiert zu sein, jedenfalls verloren, wieder 4 Eier;
17. Nov. 2 Junge geboren, 2 sind abortiert;
18. Nov. wieder mit 6 Eiern;
20. Nov. 3 lebende Junge geboren, die andern teils an der Oberfläche umgekommen, teils arbortiert (graues Gerinnsel im Brutraum);
22. Nov. wieder mit 8 Eiern;
24. Nov. 5 entwickelte Eier, 3 sind beim Häuten verloren gegangen.

---

2. Dez. Inzwischen jedenfalls mehrmals Eier produziert, wegen Temperaturunregelmäßigkeit abortiert, augenblicklich abortierte Eier und ein toter Embryo (!); Ovar wieder geschwollen;
3. Dez. wieder mit 4 gesunden Eiern;
6. Dez. Embryonen abortiert, wieder mit 4 Eiern;
8. Dez. nur noch 3 Eier vorhanden, Ovar wieder geschwollen;
9. Dez. Embryonen abortiert oder verloren, wieder mit 6 oder 7 Eiern;
11. Dez. nur noch 4—5 Eier (entwickelt), Ovar wieder dick geschwollen;
12. Embryonen verloren, wieder mit 8 Eiern;
15. Dez. mit nur noch 3 entwickelten Eiern; in Formol.

Die Produktion beläuft sich also während der 5 Wochen in etwa 9 »Würfen« auf gegen 50 Eier, von denen allerdings nur ein verschwindender Bruchteil sich zu Ende entwickelte.

Da es auf die geschilderte Weise zum ersten Male gelang eine eulimnetische Planktonspecies in Gefangenschaft lebend zu erhalten

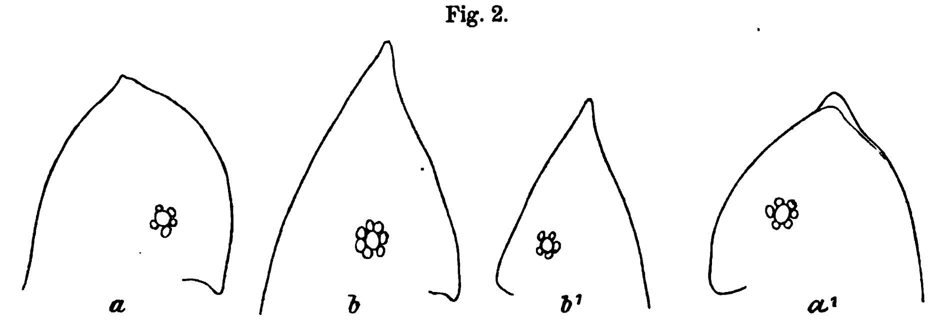
und somit entgegen der allgemein herrschenden Ansicht die Möglichkeit einer experimentellen Untersuchung auch dieser Organismen zu erweisen, glaubte ich die hier angewendeten Versuchsbedingungen in obiger Ausführlichkeit schildern zu sollen.

B. Resultate.

Das Hauptziel der Untersuchung bestand in dem ev. Nachweis des direkten Einflusses der Temperatur des Kulturwassers auf die morphologische Beschaffenheit der gezüchteten Jungen, speziell auf die Größe und Gestalt des Kopfhelmes. Daneben ergaben sich indessen einige eng mit diesem Problem zusammenhängende biologische Beobachtungen, welche mir der Mitteilung wert erscheinen und ebenfalls hier angeführt werden sollen.

Als Versuchstiere wurden ausgewachsene, parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen gewählt, deren Kopfform durch beistehende, mit Hilfe eines Zeichenapparates gefertigte Figuren veranschaulicht wird. Es war zu bemerken, daß die damals herrschende Größe des

Fig. 2.



b, *b*¹ bei etwa 20° gezogene Junge der Mütter *a*, *a*¹.

Helmes zunächst in allen zur Untersuchung gelangten Gewässern und ferner auch individuell relativ sehr wenig schwankte. Die Abbildungen veranschaulichen ungefähr die Extreme, die ich in meinem Material von damals finden kann. Zur Erhöhung der Sicherheit der Resultate wurden nun in den Fällen, bei welchen neben der gleich näher zu bezeichnenden geeigneten geschlechtlichen Beschaffenheit der Tiere derartige kleine Verschiedenheiten in der Helmgröße zu konstatieren waren, die Daphnien mit größeren Helmen in das Kältebassin und die mit kürzeren ins Warmbassin gebracht. Die unten näher zu beschreibende Vergleichsweise der gezüchteten Hyalodaphnien wird dies Verfahren insbesondere rechtfertigen. Zur Verwendung

gelangten ferner nur solche Weibchen, welche ein deutlich geschwollenes, fast immer grünfarbenes, ev. schon in die Zahl der zu bildenden Eier differenziertes Ovar besaßen, oder deren Eier eben in den Brutraum übergetreten waren und sich als noch ungefurcht erwiesen. Die Berücksichtigung namentlich dieses letzteren Punktes erwies sich später als sehr wesentlich. Die Zahl der Eier der im Freien gefangenen Tiere schwankte zwischen 1—5.

1. Verhalten der Warmwasserformen.

Blieben die Hyalodaphnien zunächst einige Tage unter den neuen Existenzbedingungen am Leben, so zeigte sich eine Erscheinung, welche vielleicht $^{3}/_{4}$ sämtlicher Zuchtversuche trotz der Fortexistenz der Muttertiere vereitelte, nämlich ein Absterben oder Abortus der Eier. Nur in seltenen Fällen entwickelten sich die schon im Freien in den Brutraum übergetretenen oder gleich zu Anfang der Gefangenschaft in ihn übergeführten Eier fertig. Beim Verlauf dieses augenscheinlich durch den jähen Temperaturwechsel hervorgerufenen Vorganges wurden zunächst die Eier gleichmäßig grau bis graubraun und verloren ihre innere Struktur. Später zerriß oft die Eischale und der granulöse Inhalt tritt hervor in den Brutraum, aus dem er mit kantig und spitz gefalteten Schalenstücken nach und nach ausgestoßen wurde. Diese Krankheit schien ansteckend zu sein, da oft zuerst nur ein oder zwei Eier von ihr befallen wurden, zuletzt aber in den meisten Fällen der ganze Inhalt des Brutraumes, falls nicht schon weiter entwickelte Eier, die etwas mehr immun zu sein schienen, vorhanden waren, infiziert und vernichtet wurde. Ein besonderer Schaden für den mütterlichen Organismus schien aus diesem Abortus trotz massenhafter Wiederholung nicht zu erwachsen. — Es wurden nun in der Gefangenschaft bei eifriger Nahrungsaufnahme meist schon in sehr kurzer Zeit (1—2 Tage hinterher) neue Eier produziert und in den Brutraum befördert. Dabei ergab sich eine sehr sinnfällige Steigerung der Fruchtbarkeit, indem die Zahl der Eier hier fast regelmäßig mehr betrug als bei den im Freien gefangenen Individuen und häufig die Zahl 8 erreichte. Die Entwicklungsdauer war durchschnittlich 3—4 Tage, ein Zeitraum, der, wie wir später sehen werden, bedeutend kürzer ist als bei den Züchtungsversuchen mit Zimmer- und mit niedriger Temperatur. Diese beiden Tatsachen: die Steigerung der Eierzahl sowie der Entwicklungsgeschwindigkeit entsprechen den bereits bekannten Gesetzen über die Einwirkung höherer Temperatur auf die Produktionstätigkeit der Organismen.

Merkwürdig war es, daß auch diese stark gesteigerte Produktionstätigkeit in gewissem Sinne ein Grund dafür war, daß nur ein sehr geringer Prozentsatz der gebildeten Eier zur vollständigen Entwicklung gelangte. Es kam nämlich nicht selten vor, daß nach den ersten 30—40 Stunden, welche eine Anzahl Eier im Brutraum zugebracht hatten, das Ovarium schon wieder eine deutliche Schwellung, die Vorstufe zu einer neuen Eiablage, zeigte. Diese letztere selbst geschah oder mußte manchmal schon vor sich gehen lange bevor die Embryonen fertig entwickelt waren; bei dieser Prozedur aber gingen in den meisten Fällen entweder die Embryonen zufällig und zum Teil verloren, oder aber sie wurden direkt sämtlich ausgestoßen. Auf diese Weise erklärt sich auch das z. B. in obigem Auszuge eines Teils des Versuchsprotokolls angegebene merkwürdige Verhalten, daß gleichzeitig mehrere Eier und Embryonen im Brutraum enthalten sein können. — Wie ich mich durch gelegentliche Funde von vollkommen frischen und dem Aussehen nach vollständig entwicklungsfähigen Eiern in abgelegten Häuten überzeugen konnte, kam derselbe Verlust auch bei Häutungen vor. Ferner ist es sehr wahrscheinlich, daß bei den ersten Versuchen vor allen Dingen auch der Nahrungsmangel einen Einfluß sowohl auf die Produktionskraft selbst als auch auf die Ausstoßung von Eiern oder Embryonen gehabt hat. So beobachtete ich an einem hungernden Tiere, das mit kurzer Unterbrechung seit dem 4. Nov. sich im Wärmebassin befand und dort 7 Eier produziert hatte, am 7. Nov. nur 5 und am 10. Nov. sicher nur 3 Eier, welche übrigens auch nicht zur Entwicklung gelangten, da das Tier (vielleicht infolge des Nahrungsmangels) am 12. Nov. starb.

Zunächst ergab die Zucht sehr häufig Exemplare, welche zwar lebten, indessen deutlich und oft in sehr bizarrer Weise verkrüppelt waren. Auch diese Tatsache ist ungezwungen auf die im Vergleich zu den entsprechenden Einflüssen in der freien Natur zu großen und zu schnellen Temperaturänderungen zurückzuführen. Diese verkümmerten Individuen sahen zum Teil ganz aufgeblasen und vom Rücken gesehen fast kreisrund aus, die Folge einer extremen Sperrung beider Schalenhälften. Andre erschienen ganz zusammengeschrumpft und besaßen insbesondere einen unregelmäßigen mit Biegungen und Einkerbungen versehenen Kopfkontur. Dann aber erhielt ich vollständig normal aussehende und lebenskräftige junge Hyalodaphnien, welche sich nur dadurch von dem Muttertier unterschieden, daß sie einen im Verhältnis zu den übrigen Körpermaßen deutlich größeren

spez. längeren Kopf besaßen (siehe Abb.). Zu den beistehenden Abbildungen sei noch bemerkt, daß sie genau mit dem Zeichenapparat teils nach Glycerin-Gelatine- teils nach Formolpräparaten entworfen sind, und daß namentlich auf die Maße der Körperteile besondere Sorgfalt verwendet worden ist. Mit diesem Resultat scheint zunächst der direkt formgestaltende Einfluß der Temperatur auf den Helm der Hyalodaphnien erwiesen zu sein; indessen hat trotz der Evidenz des Unterschiedes hier eine berechtigte zur Vorsicht mahnende Kritik einzusetzen. Es ist nämlich zu beachten, daß bei Hyalodaphnien wie bei fast allen Organismen die jungen, unausgewachsenen Formen etwas andre Proportionen des Körpers besitzen als die erwachsenen Individuen. Dies ist direkt für Daphnien nachgewiesen, für Hyalodaphnien wenigstens vermutet worden von LUNDBERG[1]): The former (head) is at first in young specimens more rounded, but becomes with the increasing age concave beneath, sometimes very deeply, as shown in the figs. 9—12 (*Daphnia*). Allerdings würde diese von LUNDBERG beobachtete postembryonale Gestaltsveränderung des Kopfes, die, wie die Figuren zeigen, durch die »konkave« Einbuchtung an der ventralen Seite insbesondere in einer Differenzierung und Vergrößerung des Kopfes besteht, sehr zugunsten obiger Deutung sprechen, da hier ja gerade das Entgegengesetzte zu konstatieren war. Indessen gelten, wie bemerkt, die Beobachtungen LUNDBERGS zunächst nur für *Daphnia*; ob das Verhalten von *Hyalodaphnia* ein analoges ist, hat er nicht entscheiden können. Auch ich vermag dies nach meinen bisherigen Versuchen nicht, da es mir teils darum, weil mein Interesse zunächst auf andre Probleme gerichtet war, teils aus Mangel an Sorgfalt und Zeit nicht gelang, junge, in der Gefangenschaft geborene Hyalodaphnien länger als 2—3 Tage am Leben zu erhalten. Ein sicherer Beweis für die Richtigkeit der obigen Deutung der Verschiedenheit der jugendlichen und mütterlichen Formen kann also nur durch den Vergleich entsprechender Zusammenstellungen von Exemplaren, die bei Zimmer- oder niedriger Temperatur geboren haben resp. geboren worden sind, erbracht werden.

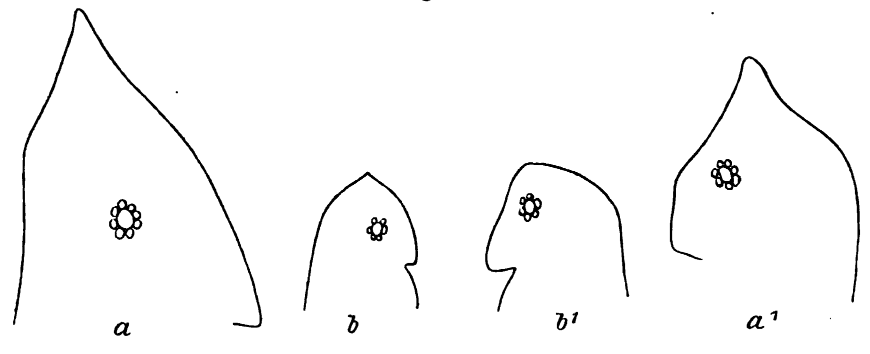
2. Verhalten der Kälteformen.

Die Lebenszähigkeit der Hyalodaphnien bei niederer Temperatur war, wie aus dem schon bekannten, allgemeinen Verhalten des Planktons zu schließen war, eine bedeutend größere, so daß nicht

[1]) LUNDBERG, On the postembryonal development of the Daphnids. Bih. till. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. 20. 1894.

soviel Mühe darauf verwandt wurde, eine möglichst große Lebensdauer zu erzielen. Die meisten Exemplare lebten 2—3 Wochen und gingen dann durch Unglück oder Ungeschicklichkeit meinerseits zugrunde. Vereinzelt gerieten sie in der regelmäßig bei allen Planktonfängen zu beobachtenden Art und Weise an die Oberfläche des Wasserspiegels mit der Luft in Berührung und blieben hier hängen, und endlich kam es vielleicht zwei- bis dreimal vor, daß sie infolge einer geradezu monströsen Überwucherung der sich an Antennen und Körper angesiedelten Flagellaten (*Colacium vesiculosum*) starben. Abortus in der bei den Warmwasserformen beobachteten Art wurde auch hier festgestellt, war indessen bedeutend seltener. Sehr sinnfällig war der Unterschied in der Zahl der produzierten Eier im Vergleich zu der der Warmwasserformen. Hier betrug sie in erstaunlicher Regelmäßigkeit mit kaum einer unzweideutigen Ausnahme zwei, also nur ein Drittel bis ein Viertel der Eieranzahl der Warmwassertiere. Interessant ist diese Zahl und die merkwürdige Regelmäßigkeit des Auftretens derselben darum, weil in ihr vielleicht ein Hinweis auf die Bildung von Wintereiern, die ja allerdings bekanntlich noch

Fig. 3.

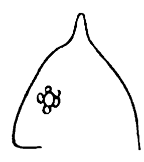


b, *b*¹ bei 0°—5° gezogene Junge der Mütter *a*, *a*¹.

einer Befruchtung bedürfen, aber auch regelmäßig in der Zweizahl vorhanden sind, zu finden ist. Es läßt sich hieraus schließen, daß scheinbar die Zahl der Wintereier nur von der niedrigen Temperatur bestimmt wird, während das Hinzutreten des männlichen Elementes die charakteristische äußere Gestaltung usw. der Wintereier veranlaßt. — Analog zu dem Zahlenverhältnis der Eier war auch das Verhältnis der Entwicklungszeiten. Hier schwankte sie in einwandsfreien Fällen zwischen 12—18 Tagen, betrug also ungefähr dreimal soviel wie bei den Wärmeformen. Verkrüppelte Exemplare

wurden mir hier nicht geboren. Die Zucht ergab nun junge Exemplare, die in unverkennbarem Maße einen deutlichen Helmunterschied mit den Mutterexemplaren besaßen und zwar sinnfällig entgegen der bei den Warmwasserformen beobachteten Tendenz. Der Helm der Jungen war, wie umstehende Abbildungen (Fig. 3) zeigen, zum Teil bedeutend kürzer und runder als der der alten Formen. Besonders interessant war ein Junges, das von einem langhelmigen Exemplare geboren wurde und welches bei sonst gleichmäßig gerundetem Kopfe ein kleines Spitzchen auf der Mitte desselben besaß (siehe Fig. 4). Die Form dieses Helmes entspricht also vollständig der in der Literatur als *Hyalodaphnia apicata* beschriebenen Species oder Varietät.

Fig. 4.



Bei 0°—5° gezogene *apicata*-Form.

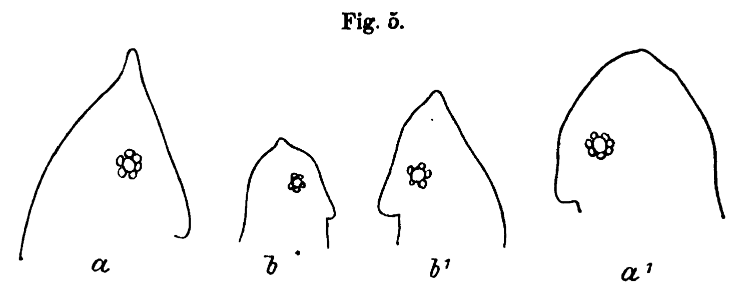
Dies Resultat der Kaltwasserversuche erbringt nun den tatsächlichen Beweis für den direkt formgestaltenden Einfluß der Temperatur. Denn es zeigt zunächst, daß die bei der Warmwasserzucht beobachtete Differenz in der Kopfform nicht in einer Altersverschiedenheit besteht, die durch postembryonale Entwicklung allmählich ausgeglichen wird, da ein solches an und für sich nicht unwahrscheinliches Verhalten durch die Befunde an den Kaltwasserformen, die genau die entgegengesetzte Veränderung zeigen, seine Widerlegung findet. Vielmehr beweist der Vergleich beider Versuchsreihen, daß hier, obschon in beiden Fällen die Jungen noch nicht bis zur Geschlechtsreife am Leben erhalten werden konnten, eine wirkliche Abweichung in der Gestalt, die nur in der entsprechenden Verschiedenheit der Temperaturen eine erklärende Parallele findet, vorliegt. — Es seien nun noch anschließend einige Versuche bei mittleren Temperaturen beschrieben, welche ebenfalls neben einigen andern entwicklungsphysiologischen Beobachtungen die Richtigkeit dieser Deutung ergeben.

3. Verhalten der Zimmertemperaturformen.

Wie schon oben bemerkt, schwankte die Temperatur bei diesen Versuchen ziemlich beträchtlich und zwar zwischen etwa 8—18°, war also durchschnittlich höher als die Temperatur der Seen, welche damals stets unter 10° betrug. Die Zahl der Eier entsprach ungefähr der bei den eben gefangenen Individuen festzustellenden Ziffer (3—4), war also kleiner als bei den Warmwasserformen. Die Entwicklungszeit war dementsprechend etwas größer und betrug durchschnittlich 6 Tage. Abortus und Mißgeburten kamen auch

hier, aber seltener als bei den Warmwasserversuchen vor. Was nun die Länge des Helms anbetrifft, so zeigte ein Teil der geborenen Jungen ein mittleres Verhalten, wie die beigefügten Abbildungen es veranschaulichen. Da die Temperatur des Zimmers, wennschon sehr wechselnd, so doch jedesmal höher als die der Seen, aus welchen die Muttertiere gefischt wurden, war, so zeigte der Helm der Jungen folgerichtig fast gar keinen oder doch nur einen geringen relativen Zuwachs im Vergleich zu dem der Mutterexemplare. Auch diese Versuche stimmen also mit den übrigen Temperaturversuchen gut überein. Sodann aber ergaben einige abgeänderte, indessen hierhergehörige Experimente einen etwas näheren Aufschluß über die Wirkungsweise der Temperatur, speziell über den Zeitpunkt der Entwicklung, an welchen eine Veränderung der Temperatur einzusetzen hat, um eine entsprechende Variation in der Gestalt des

Fig. 5.



b, *b*¹ bei Zimmertemperatur gezogene Junge der Mütter *a*, *a*¹.

Kopfes hervorzurufen. Es wurden z. B. in zwei Fällen Muttertiere mit Eiern, welche einige Zeit, im ersteren Falle etwa 6 Tage, im zweiten vielleicht 2—3 Tage in Zimmertemperatur zugebracht hatten, in das Kältebassin gebracht. Das erste Muttertier gebar nach etwa 3 Tagen zwei Junge, welche, wie die beistehende Figur zeigt, beide einen etwas längeren Helm besaßen als die Mutter. Im zweiten Falle wurde nach etwa 4 Tagen ein Junges geboren, welches einen etwas runderen Kopf, vor allen Dingen aber ein kleines Spitzchen auf demselben, wie bei dem oben beschriebenen, vollständig im Kältebassin gezogenen Jungen von der *apicata*-Form, besaß. Das Entwicklungsstadium des Eies in dem Augenblicke genau festzustellen, in dem die Muttertiere aus Zimmertemperatur ins Kältebassin übergeführt wurden, war aus verschiedenen Gründen nicht möglich; wohl aber läßt sich aus den genannten Zeiten schließen, daß, wenn man von der Geburt aus rückwärts zählt, im zweiten Fall der Embryo in einem etwas früheren Entwicklungsstadium ins Kältebassin

gekommen ist. Während also der erste Versuch dem längeren Aufenthalt in höherer, d. h. Zimmertemperatur entsprechend, langhelmige Junge ergab, trotzdem die Entwicklung in der höheren Temperatur durchaus nicht beendet worden war, so korrespondiert im zweiten Experiment der kürzere resp. wie der der Kälteformen veränderte Helm mit dem relativ längeren Aufenthalt des Embryos im Kältebassin. Es ergibt sich aber hieraus, daß der formgestaltende Einfluß der Temperatur nur von einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung an in Wirksamkeit tritt, daß er z. B. nicht während der ersten Entwicklungsstadien, sondern erst von einem gewissen embryonalen Stadium an vorhanden ist. Und zwar muß dieser kritische Punkt gerade zwischen den Stadien gelegen sein, welche die beiden bezeichneten Embryonen oder entwickelten Eier in dem Augenblicke darstellten, als sie in das Kältebassin übergeführt wurden. Vielleicht werden spätere genauere Untersuchungen, welche diese Versuche mit genauer Bestimmung des Entwicklungsgrades der in andre Temperatur gebrachten Eier oder Embryonen fortsetzen, imstande sein, dieses interessante kritische Stadium näher festzulegen. Von entwicklungsphysiologischer Betrachtung aus ist indessen auch schon die Tatsache, daß der bescheidene erfolgreiche formbestimmende Einfluß der Temperatur erst unterwegs, ungefähr zu Beginn der zweiten Hälfte der Entwicklung einzusetzen hat, einigermaßen bemerkenswert.

Fassen wir die vorliegenden Versuche allgemein zusammen, so ist zu sagen, daß das Ergebnis derselben tatsächlich in dem Nachweis einer nur von der Temperatur des Außenwassers abhängigen Variabilität von *Hyalodaphnia cristata* var. *apicata-Kahlbergensis* usw. besteht, oder, daß der Begriff der Saison- oder Temporalvariabilität für diese Fälle ersetzt werden kann durch den viel engeren und schärfer definierbaren einer Temperaturvariabilität. Sodann muß betont werden, daß es sich bei den beobachteten Veränderungen infolge von Temperaturvariationen ausschließlich um Wachstumsvorgänge handelt. Dieser Punkt hat eine gewisse Wichtigkeit insofern, als er teils einigen in der Literatur über diese Vorgänge enthaltenen Theorien widerspricht, teils einige andre Angaben bestätigt oder auf entsprechende Probleme Antwort zu geben scheint. So ist insbesondere von Wesenberg-Lund, Burckhardt, Zacharias und Lundberg die Theorie aufgestellt worden, daß zunächst die Verkürzung des Helmes von *Hyalodaphnia* beim Eintreten der kälteren Jahreszeit auf Häutungsvorgänge zurückzuführen sei, in der Art, daß bei diesen vielleicht sechs- bis zehnmal vorkommenden

Prozessen der Kontur des neuen inneren Kopfhelmes jedesmal ein Stück kleiner und runder wäre als der des älteren äußeren Kopfes. LUNDBERG[1]) bildet auch eine entsprechende Figur ab. An und für sich ist gegen diese Theorie der Verkürzung des Kopfhelmes durchaus nichts einzuwenden; wohl aber sind folgende zwei Punkte zu berücksichtigen. Erstens sind mir unter den Hunderten von Hyalodaphnien natürlich auch solche zu Gesicht gekommen, welche vollständig der Abbildung von LUNDBERG entsprachen, nur daß ich sie nicht in dem Sinne dieses Autors zu deuten vermochte. Es scheint mir nämlich — und an einer großen Anzahl von Exemplaren war dies sicher der Fall, — daß der doppelte Kontur des Helmrandes, welcher die alte und die neue Haut darstellen soll, in Wirklichkeit nichts andres ist als die Grenzschicht eines vollständig hyalinen Außenchitins von dem einer Matrix entsprechenden granulösen und wabig aussehenden innern Teile des Helmes. Natürlich ist hierbei jedesmal der Innenkontur des Helmes kleiner und runder. Zweitens aber ist durch die beschriebenen Versuche nachgewiesen worden, daß kurzhelmige Junge von langhelmigen Muttertieren direkt durch Einwirken niederer Temperaturen geboren werden können. Auch habe ich, wennschon

Fig. 6.

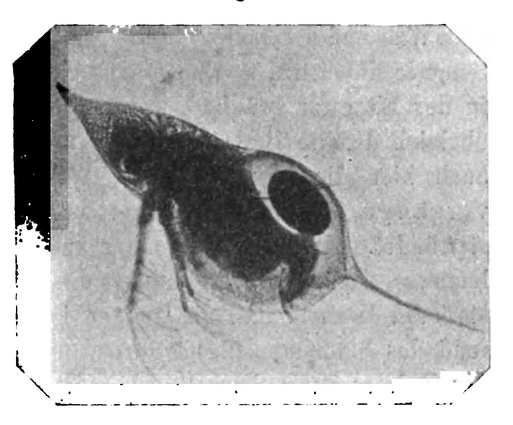


Fig. 7.

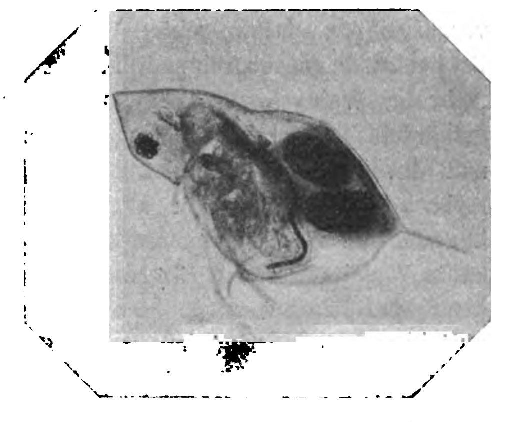


Fig. 6 und 7. Nach bisher nicht publiziertem Mikrophotogramm von Dr. O. ZACHARIAS (Plön).

---

1) LUNDBERG, Bih. t. Svensk. Vet. Akad. Handl. T. 20. 1894.

genauere Messungen darüber nicht angestellt wurden, niemals beobachten können, daß bei den Häutungen während der Gefangenschaft speziell bei den Tieren des Kältebassins sich je ein bemerkbar andrer Kopfkontur ergeben hat. Wenn es also auch durchaus möglich ist, daß die Verkürzung des Helmes durch sukzessive Häutung vor sich geht, so halte ich doch diesen Modus für weit weniger sichergestellt, als von den genannten Autoren angenommen wird.

Was auf der andern Seite die Verlängerung des Helmes im Sommer anbetrifft, so sind entsprechend insbesondere zwei Meinungen in der Literatur geäußert worden. So hält es WESENBERG-LUND[1]), obgleich direkte Beweise fehlen, doch für sehr wahrscheinlich, daß auch hier die Variation zum Teil durch besondere Häutungsvorgänge, über deren Eigenart er sich allerdings nicht näher äußert, stattfindet. Anderseits hat aber auch er wie BURCKHARDT[2]), welch letzterer sogar eine Abbildung des betreffenden Falles gibt, konstatieren können, daß die Jungen im Brutraum der Muttertiere während des Sommers, also während der Periode, in der ein Wachsen des Helmes zu beobachten ist, mit einem längeren Helm versehen waren als die Muttertiere selbst. Hierdurch scheint nach Ansicht beider Autoren bewiesen zu sein, daß zu einem andern Teile die Verlängerung des Helmes durch spezifische embryonale Wachstumsvorgänge von statten geht. Wie wir sehen, stimmt diese letztere Beobachtung gut überein mit unsern Versuchen und gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als eine Häutung, bei der der neue enthäutete Teil in der in Frage kommenden Art und Weise größer und abweichend gestaltet ist, bisher nicht beobachtet und auch nicht recht vorstellbar ist. Im allgemeinen werden wir also schließen können, daß die Variationen des Kopfhelmes hauptsächlich in embryonalen Wachstumsvorgängen, die durch die variierende Temperatur spezifiziert werden, bestehen, und daß höchstens im zweiten Fall der Variationsrichtung, bei der Verkürzung des Helmes beim Eintritt der kälteren Jahreszeit, Häutungsprozesse zu demselben Resultate führen.

Was die finale Erklärung oder Deutung dieser Temperaturvariabilität anbetrifft, so besteht sie sehr einfach darin, daß die mit längerem Helm versehenen Sommerindividuen einen größeren Formwiderstand besitzen, welcher die infolge der höheren Temperatur

---

[1]) WESENBERG-LUND, Biol. Centralbl. 1900.

[2]) BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.

herabgesetzte innere Reibung des Wassers und die damit verbundene geringere Schwebefähigkeit zu kompensieren sucht. Ich habe über diese Seite des Problems mich an andrer Stelle ausführlich geäußert[1]).

III.

A. Allgemeines.

1) Es würde bei weitem den Rahmen und den Zweck dieser Arbeit überschreiten, wollten wir hier eine vollständige Geschichte des Genus oder der Species *Daphnia pulex* geben. Eine derartige Unternehmung wäre die Arbeit eines erfahrenen Systematikers, eine Arbeit, die überdies einen zum Teil durchaus willkürlichen Charakter und entsprechend illusorischen Wert tragen müßte insofern, als es dem einzelnen freisteht, in der Unsumme der älteren ungenauen Darstellungen und Abbildungen vom *Pulex arborescens* SWAMMERDAMS (1669) als diese oder jene Species des Genus *Daphnia* wiederzuerkennen. Es ist deshalb auch als durchaus zweckmäßig zu bezeichnen, wenn z. B. RICHARD, augenblicklich neben SARS und HARTWIG wohl der beste Cladocerensystematiker, bei der Synonymik speziell der Species *Daphnia pulex* LEYDIG als ersten namengebenden Autor bezeichnet, aus dem Grunde, weil dieser die erste sorgfältige und charakteristische, d. h. insbesondere auf die Unterscheidungsmerkmale von andern Species Wert legende Definition und Abbildung geliefert hat, obschon mehrere Forscher vor ihm bei ihren Beschreibungen augenscheinlich denselben Organismus vor sich hatten. Neben der Ungenauigkeit einzelner, besonders älterer Arbeiten würde aber noch ein zweiter Umstand vor allen Dingen die Schwierigkeit und teilweise Nutzlosigkeit einer solchen Unternehmung ergeben, das ist die geradezu extreme Variabilität des Genus. So sieht sich selbst noch RICHARD, der sich eine möglichst knappe und zusammenfassende Darstellung zum Ziele gesetzt hatte, in seiner Revision des Cladocères gezwungen, nach Abtrennung so und so vieler zweifelhafter Species des Genus *Hyalodaphnia*, etwa 20 wohl unterscheidbare Arten und insgesamt etwa 60 Arten und Varietäten unterscheiden zu müssen. Für *Daphnia longispina* z. B. geben ziemlich alle Autoren übereinstimmend und hervorhebend an, daß es ebensoviele Varietäten gebe, als Fundorte bekannt sind. Aus diesen Gründen verzichten wir auf eine geschichtliche Darstellung aller hier in Frage kommenden syste-

---

[1]) Siehe z. B. WO. OSTWALD, Zur Theorie d. Planktons. Biol. Centralbl. 1902.

matischen Arbeiten und wollen ebenfalls aus den zahlreichen bekannten Variationsgruppen nur die hier herausheben, welche sich als Temporalvariationen, und zwar nicht nur theoretisch, wie es bei einer sehr großen Anzahl möglich wäre, sondern auf Grund von Beobachtungen deuten lassen.

Temporalvariationen des Genus *Daphnia* sind beobachtet worden bei:

Daphnia Lumholtzi-similis [SARS[1]) und RICHARD[2])];
D. carinata-gravis [KING[3])];
D. pulex-nasuta [HERRICK[4])];
D. pulex-hastata [SARS[5])];
D. pulex-pennata [STINGELIN[6]) und HARTWIG[7])];
D. longispina [SARS[8])];
D. hyalina [RICHARD[9])];
D. galeata [P. E. MÜLLER[10]), SARS[11]) und STEENROOS[12])]
usw.

Von den zitierten Arbeiten ist die wichtigste für uns die von STINGELIN: Über jahreszeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen usw. sowie die frühere Arbeit desselben Autors in der Revue Suisse de Zoologie. Bd. III. S. 161—274. Genève 1895, da in diesen Arbeiten, spez. in der ersteren, die biologischen Verhältnisse mehr in den Vordergrund treten, als in sämtlichen übrigen Arbeiten. Die Arbeit STINGELINS beschäftigt sich unter den Vertretern des Genus *Daphnia* speziell mit *D. pulex* und *D. pennata*; der Autor konnte durch eindeutige Beobachtungen nachweisen, daß beide Formen nur die Endglieder einer saisonpolymorphen Formenreihe darstellen. Und zwar ist dieser Zyklus so beschaffen, daß wir zuerst in *D. punctata* die große Frühlingsform von etwa 2,5 mm finden, die im Laufe des Sommers allmählich immer kleiner wird und im Herbst vollständig

1) SARS, Christ. forh. i. vid. selsk. 1885.
2) RICHARD, Ann. d. Sc. N. Zool. Série 8. T. 2. 1896.
3) KING, Proc. Roy. Soc. van Diemensland. Vol. 2. Part 2.
4) HERRICK, Geol. a. nat. hist. surv. of Minnesota.
5) SARS, l. c. 1889.
6) STINGELIN, Plöner Ber. T. 5. 1897 u. Rev. Suisse de Zool. Bd. III.
7) HARTWIG, Plöner Ber. T. 5. 1897.
8) SARS, l. c. 1861.
9) RICHARD, l. c.
10) P. E. MÜLLER, SCHIÖDTE Nat. Tidskr. III. R. Vol. 5. 1868.
11) SARS, l. c. 1889.
12) STEENROOS, Acta soc. pr. Faun. et Flor. Fennica. T. 17. 1898.

die Beschaffenheit und Größe (etwa 1,5 mm) von *D. pulex* erreicht. Von den kleinen Novemberweibchen werden Wintereier produziert, welche im April des nächsten Jahres wiederum die großen *pennata*-Formen liefern. Diese Beobachtungen STINGELINS sind darum als vollkommen einwandsfrei zu bezeichnen, weil sich die Transmutation des ganzen Zyklus in einem geschlossenen Aquarium abspielte. Bestätigt wurden sie außerdem durch HARTWIG (l. c.), der durchaus den Ansichten STINGELINS, insbesondere was die systematische Zusammenziehung der Formen *pulex-pennata* anbetrifft, beistimmt. HARTWIG gibt überdies noch einige ergänzende biologische Bemerkungen, unter andern die für uns speziell nicht unwichtige, daß der Formenkreis *pulex-pennata* auch früher durchlaufen werden kann, als es von STINGELIN geschildert worden ist, d. h. daß sich z. B. die kleine Form *D. pulex* schon Mitte des Sommers, ev. sogar noch früher findet. Die Erklärung dieser Tatsache sieht HARTWIG in der meist geringen Größe und erheblicheren Austrocknungsgefahr der betreffenden Gewässer. — Was nun die Frage nach der Deutbarkeit dieser Temporalvariabilität als Temperaturvariabilität anbetrifft, so ist die theoretische Lösung derselben hier nicht so deutlich und einleuchtend wie bei den Beobachtungen an *Hyalodaphnia*. Zunächst entspricht gut das allmähliche Kleinerwerden der *pennata*-Form von 2,5 mm im Frühling bis zur *pulex*-Form von 1,5 mm im Sommer oder Herbst einer parallelen Erhöhung der Temperatur. Dann aber fehlt, falls wir den Einfluß der Temperatur in dem bei *Hyalodaphnia* nachgewiesenen einfachen Sinne voraussetzen, eine Beobachtung, welche angibt, daß das Minimum der Größe auch einem Maximum der Temperatur entspricht. Bei den Untersuchungen von HARTWIG scheint dies wirklich der Fall gewesen zu sein (siehe oben), wennschon gewisse nicht zu vernachlässigende Faktoren, wie Größe, Beschaffenheit, Versiegbarkeit usw. der Gewässer störend auf eine derartige einfache Deutung einwirken. STINGELIN hat dagegen, wenn auch nicht das Minimum der Größe, so doch immerhin noch dieselben gleich kleinen Formen wie im September und Oktober auch noch Anfang November gefunden. Obgleich nun ein gewisses Nachhinken der Temperatur der Gewässer im Vergleich zur Lufttemperatur unzweifelhaft wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers auch hier anzunehmen ist, ein Umstand, der in gewisser Hinsicht einige Bedeutung haben kann [1]), so wäre doch zu einer sicheren theoretischen Deutung die

[1]) Vgl. WO. OSTWALD, Biol. Centralbl. 1902.

Angabe einer parallelen Temperaturenreihe notwendig. Diese fehlt aber sowohl bei STINGELIN als auch bei HARTWIG. — Die Aufgabe dieses Teils meiner Untersuchungen bestand nun gleichfalls wieder darin, durch exakte Züchtungsversuche mit bekannten und konstanten Temperaturen den sicheren Beweis für den formgestaltenden Einfluß der Temperatur auch hier zu versuchen...

2) Als Versuchsmaterial dienten mir Daphnien, welche sich während der Monate Januar und Februar noch ziemlich reichlich in den Zimmeraquarien des Leipziger Zoologischen Instituts befanden. Ich bestimmte die Species — es kam nur eine einzige in den Behältern vor — nach den Arbeiten von J. RICHARD und HARTWIG, also wohl nach den zuverlässigsten und hier am meisten in Betracht kommenden Untersuchungen. Die Bestimmung ergab unzweifelhaft, daß die betreffenden Formen in die Gruppe *D. pulex-pennata* gehörten, wie schon der makroskopische Anblick der Tiere vermuten ließ. Die durchschnittliche Größe betrug 3,6—3,8 mm, wenn die Schwanzborste mitgerechnet wurde, ohne dieselbe 2,8–3,0 mm. STINGELIN hat als größtes Maß für die *pennata*-Form 2,5 mm angegeben; meine Individuen waren also noch um einiges größer als die STINGELINS. Von Einzelheiten ist noch zu erwähnen, daß zahlreiche Weibchen mit Ephippien gefunden wurden; ferner wurden, wenn auch nicht sehr häufig, die meist etwas kleineren und schlankeren Männchen beobachtet. Natürlich kamen nur parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen zur Verwendung.

Da ich in Leipzig mit besseren Hilfsmitteln arbeiten konnte, richtete ich mir für die Wärmeversuche einen wirklichen, beliebig verstellbaren Thermostaten mit Gasheizung und den bekannten Benzolregulatoren ein. In diesem auf konstanter Temperatur gehaltenen Wasserbad befanden sich ähnlich wie bei den Versuchen mit *Hyalodaphnia* erst die eigentlichen Versuchsbehälter. Bei den Kälteexperimenten war die Versuchsanordnung zunächst dieselbe wie in Plön; die bezeichneten doppelwandigen Gefäße wurden in einen großen gläsernen Behälter gestellt und ringsherum mit Eis umgeben. Späterhin verwendete ich auch einfache Glasbehälter, die ein größeres Wasservolum als die DEWARschen Gefäße einschließen konnten. Es wurde auch hier wie bei den vorigen Experimenten eine dritte Versuchsreihe bei mittlerer oder Zimmertemperatur angestellt.

Die Fütterung war bei diesen robusten Organismen weniger schwierig als bei den früheren Versuchen. Zunächst ernährte ich sie ebenfalls mit zerriebenen Pflanzenteilen, die allerdings nicht von

Diatomeen, sondern von Chlorophyceen und höheren Pflanzen stammten. Dasselbe Resultat ließ sich erreichen einfach durch Hineintun eines Zweiges von *Elodea* usw., ein Verfahren, das ich zuerst für unpraktisch hielt, da ich Störungen bei der Beobachtung des Glasinhaltes durch fremde, mit den großen Pflanzenteilen hineingekommene Organismen usw. befürchtete. Tatsächlich ließen sich derartige Unannehmlichkeiten durch vorheriges Abspülen der Zweige leicht vermeiden. Endlich bildeten sich bei den Versuchen mit höheren Temperaturen bald ungeheure Kolonien von Bakterien, die in Gestalt von ziemlich dicken, beim Zusammenschieben weiß aussehenden Häuten insbesondere an der Oberfläche des Wasserspiegels in den Versuchsgefäßen vegetierten. Wie ich mich durch Herausnehmen jeglicher höherer Pflanzen oder von solchen stammender Teile sowie durch Untersuchung des oft gleichmäßig blaßgrau gefärbten Darmes überzeugte, genügten auch diese selbsttätig sich bildenden Kulturen vollständig zur Ernährung der Krebse.

Was nun die Lebenszähigkeit und Ausdauer der Daphnien während der Versuche anbetrifft, so war insbesondere schon auf Grund ihres Vorkommens in kleinen, schmutzigen usw. Wasserbecken anzunehmen, daß sie eine solche Zähigkeit in genügendem Maße besitzen würden. Merkwürdigerweise wurde diese Voraussicht nach einer Seite hin, wie später gezeigt werden soll, nicht bestätigt.

B. Resultate.

Zur Verwendung gelangten zunächst geschlechtsreife und, soweit dies mit Sicherheit festzustellen war, ausgewachsene Exemplare. Als Kriterium für diese letztere Eigenschaft galt mir die Maximalgröße, welche die Exemplare der betreffenden Zucht aufwiesen und die in der Tat ziemlich konstant war; sie schwankte zwischen 2,8 und 3,0 mm. Es wurden nur Individuen, deren Größe innerhalb dieser Zahlen lag, benutzt. Da die Größenverhältnisse bei der Temporalvariation dieser Art die wichtigsten, ja fast einzigsten variablen Eigenschaften sind, so war auf Genauigkeit in der Feststellung dieser Verhältnisse besonderer Wert zu legen; dies geschah durch möglichst zahlreiche Messungen. — Es mußte nun bei den Zuchtversuchen ebenfalls nach einem Kriterium gesucht werden, welches eine zweckentsprechende Vergleichung der bei verschiedenen Temperaturen gezüchteten Exemplare gestattete. Als solches nahm ich den Zeitpunkt an, an welchem die als Eier unter die betreffenden Versuchsbedingungen gebrachten und dort geborenen Jungen selbst zum ersten

Male Junge produziert hatten; sogleich nach dieser ersten Geburt wurden dieselben in Formollösung fixiert. Es kann und soll hiermit nicht behauptet werden, daß bis zu diesem Zeitpunkt die Jungen vollständig ausgewachsen waren; obgleich die Reihe der Häutungen, welche eine merkliche Gestaltsveränderung, insbesondere Größenzunahme zur Folge haben, sicher vor der Geschlechtsreife sich abspielt, können doch auch nach der ersten Geburt Häutungen mit Gestaltsveränderungen vorkommen. Allerdings aber sprechen gewisse, gleich näher zu erörternde Ergebnisse der Versuche dafür, daß mit der Geschlechtsreife und dem Eintritt der Produktionstätigkeit eine gewisse Sistierung resp. starke Verlangsamung des Wachstums stattfindet. — Beim Vergleich nun derartiger geschlechtsreif gewordener Individuen erhielt ich folgende Resultate.

1. Wärmeversuche.

Die Temperatur, welche ich zunächst benutzte, war 20—22° C. Die Anzahl der Eier, die in noch undifferenzierten ovarialem Zustande in diese Temperatur gebracht und bei ihr produziert worden waren, wurde gemäß unsrer Erwartung etwas größer gefunden als die bei niederer resp. Zimmertemperatur (etwa 10—15°) beobachtete Ziffer; sie schwankte meist zwischen 10—12 (im Gegensatz zu durchschnittlich 4—6 bei Zimmertemperatur). Die Dauer der Entwicklung war 2—3 Tage, die Zeit von der Geburt bis zur Geschlechtsreife, d. h. wiederum bis zur ersten Geburt, ferner durchschnittlich 8—12 Tage. Die Größe der Jungen nach Erlangung der wie oben definierten Geschlechtsreife betrug (ohne Schwanzborste[1]) 2,5—2,6 mm, war also um 0,3—0,4 mm geringer als die der hineingesetzten erwachsenen Exemplare[2]). Natürlich ist aus diesem Vergleich einstweilen noch nicht der geringste Schluß in unserm Sinne berechtigt. Bemerkenswert wird die Sache erst dadurch, daß auch nach einer zweiten Geburt eine nennenswerte Größenzunahme nicht festzustellen war; die Ziffer schwankte wieder zwischen 2,5—2,6, höchstens, daß vielleicht der Prozentsatz mit dem größeren Körpermaße etwas beträchtlicher war als im ersten Falle. Man scheint also nicht mit Unrecht hieraus folgern zu können, daß der Eintritt der Geschlechtsreife die Größe der Daphnien resp. ihr Wachstum wenn auch nicht direkt fixiert, so doch das letztere auf eine außer-

[1]) Die Größenmaße sollen im folgenden immer ohne Schwanzborste gegeben werden.

[2]) Bis auf eine weiter unten zu besprechende Ausnahme.

ordentlich geringe Geschwindigkeit herabsetzt. Diese Tatsache ist nicht befremdend, wenn man bedenkt, zu welch großem Prozentsatze das aufgenommene Nahrungsmaterial in erster Linie auf die Bildung von Produktionsmaterial verwendet werden muß, wenn ungefähr alle 2 Tage eine Brut von durchschnittlich 10—12 Jungen produziert und zur Entwicklung gebracht werden soll. Es hat deutlich den Anschein, als wenn alle übrigen physiologischen Betätigungen des Körpers dieser einen Eigenschaft untergeordnet würden, resp. als wenn die Beeinflussung dieser Funktion durch die Temperatur eine derartig starke wäre, daß die andern ihr von selbst subordiniert würden.

Es gelang mir auch eine zweite Generation zu erziehen, d. h. die im Thermostaten geborenen Jungen ihrerseits wieder zur Geschlechtsreife und zur Produktion zu bringen. Interessant war es nun, festzustellen, daß diese zweite Generation, augenscheinlich infolge des noch intensiveren und längeren Einflusses der erhöhten Temperatur in diesem Falle wiederum eine entsprechende Veränderung der in Betracht kommenden Daten zeigte. Die Zahl der Eier erreichte die Ziffer 14 und 16. Die Entwicklungsdauer betrug fast nie über 40—48 Stunden, und endlich wurde die Geschlechtsreife, d. h. in diesem Falle die Fähigkeit der ersten Eierproduktion schon in 5—6 Tagen erreicht. Was den wichtigsten uns hier interessierenden Punkt, die Größe der Individuen anbetrifft, so haben wir zunächst auf die oben angedeutete Ausnahme der Individuen der ersten Generation zurückzukommen, eine Ausnahme, die nämlich darin bestand, daß diese sonst unter anscheinend vollständig gleichartigen Bedingungen erzogenen Exemplare ein nicht unbedeutendes Stück kleiner waren als die übrigen. Diese abweichenden Exemplare waren das Ergebnis nur einer einzigen Zucht unter etwa 10 andern gleichzeitig kultivierten Bruten. Eierzahl, Entwicklungszeit usw. waren trotzdem normal, d. h. sie bewegten sich innerhalb der oben angegebenen Grenzen. Wenn ich also auch bis jetzt keinen zureichenden Grund für diese anomale Erscheinung habe finden können, so ist es doch interessant, daß diese bez. Exemplare fast genau dieselbe, eher eine noch etwas geringere Größe besaßen als die geschlechtsreifen Formen der zweiten Generation. Die sehr zahlreich gezüchteten Individuen der letzteren Art waren nämlich ziemlich übereinstimmend 1,8—1,9 mm lang, die abnormen Exemplare der ersten Generation dagegen durchschnittlich 1,7—1,8 mm. Der Unterschied der Größe zwischen der ersten und zweiten Generation beträgt hiermit 0,5 bis

0,6 mm, ist also noch etwas größer als der zwischen Zimmertemperatur- und 20°-Formen.

Es wurden endlich auch einige Versuche bei noch höherer Temperatur, namentlich bei 30° C angestellt. Da sie nicht sehr zahlreich waren und aus äußeren Gründen früher als wünschenswert abgebrochen werden mußten, seien sie nur anhangsweise erwähnt. Bemerkenswert war zunächst, daß nicht ein einziges der aus 20° in 30° gebrachten Individuen aus diesem Grunde starb; einige Individuen habe ich 2—3 Wochen bei dieser Temperatur beobachten können. In Anbetracht des Vorkommens der Species in ganz kleinen, flachen, sicher von der Sonne vollständig durchwärmbaren Wasserlachen ist diese Beobachtung leicht erklärlich. Was ferner die bezeichneten Daten wie Zahl der Eier, Entwicklungszeit usw. anbetrifft, so habe ich, so weit meine Versuche mir darüber Auskunft geben, eine nennenswerte Abweichung, insbesondere von dem Verhalten der zweiten Generation der 20°-Tiere nicht feststellen können. Speziell was die Größe anbetrifft, ergab sich fast völlige Übereinstimmung mit den Exemplaren der genannten Art (1,8—2,0 mm). Ob doch, wie man eigentlich erwarten kann, einige Unterschiede zwischen beiden Arten von Formen vorhanden sind, müssen weitere Versuche lehren.

2. Kälteversuche.

Für diese Versuche gilt die in einem vorigen Abschnitte gemachte Bemerkung über ein unerwartetes Verhalten der Daphnien in bezug auf ihre sonst so bekannte Lebenszähigkeit. Es gelang mir nämlich bei den Versuchen mit einer Temperatur von 0 – 5° C bei über 20 sorgfältig durchgeführten Einzelexperimenten nicht ein einziges Mal Junge zu züchten. In vollkommen regelmäßiger Weise starben die mit Eiern oder geschwollenem Ovar hineingebrachten Muttertiere nach 1 — 3 Tagen. Auch durch Änderung der Nahrung (ich versuchte hintereinander grüne Pflanzen, zerriebene Pflanzenteile sowie die oben erwähnten Bakterienkulturen) konnte ich keine positiven Erfolge erzielen. Ich glaubte dann, daß die relativ geringe Größe meiner doppelwandigen Gefäße die Schuld hieran habe und versuchte unter Vernachlässigung der Genauigkeit der Temperaturkonstanz gewöhnliche größere zylindrische Gefäße, indessen ebenso nutzlos. Auch durch besonders allmähliches und stufenweises Überführen von Zimmertemperaturformen ins Kältebassin konnte ich nicht positive Resultate erreichen. Zuerst waren mir diese Mißerfolge vollständig unerklärlich, später ersah ich aus der Literatur, daß

gerade die Species *D. pulex-pinnata* auch draußen bei derartigen tiefen Temperaturen scheinbar nicht beobachtet worden ist, sehr im Gegensatz z. B. zu *D. magna*, die häufig von andern und auch von mir selbst unter dem Eise gefangen worden ist. Wie aber auch die sehr zahlreichen Ephippien und Ephippienweibchen in meinen Aquarien zeigten, scheint *D. pulex-pinnata* in scharf zyklischer Weise den Winter resp. tiefe Temperaturen nur in Form von Wintereiern zu überdauern. Bei unbefruchteten, parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen, welche nicht Wintereier bilden können, scheint dann das Absterben eine notwendige Folge zu sein. Wenn also auch Versuchsfehler, die ich nicht habe finden oder beseitigen können, zweifellos eine Rolle bei diesen Versuchen gespielt haben werden, so glaube ich doch den Hauptgrund des Mißerfolgs der biologischen Eigentümlichkeit der Species zuschreiben zu können.

In dem Verhalten der Zimmertemperaturformen habe ich etwas Besonderes und Neues nicht finden können. Es waren diese Formen, einzelne isolierte Exemplare des Gesamtmaterials, das ich in meinen größeren Aquarien hatte. Zahl der Eier, Entwicklungszeit usw. sind schon oben im Vergleich zu den entsprechenden Daten der Warmwasserformen genannt worden.

Bei allgemeiner Zusammenfassung der Versuchsergebnisse mit *D. pulex-pinnata* können wir sagen, daß die Untersuchungen in der Tat den Beweis dafür erbringen, daß die beobachtete Temporalvariabilität der Species wenigstens zu einem Teile gleichbedeutend mit einer Temperaturvariabilität ist. Und zwar bezieht sich dieser Teil des Beweises auf das allmähliche Kleinerwerden der Formen mit steigender Temperatur. Während Stingelins Untersuchungen in diesem Punkte noch nicht von der gewünschten einfachen Deutbarkeit sind, ist, wie schon oben bemerkt, diese Deutung speziell des Kleinerwerdens der Individuen mit dem Steigen der Wassertemperatur durch die Beobachtungen Hartwigs sehr nahe gelegt worden. Die experimentelle Untersuchung hat, wie ich glaube, mit ziemlicher Bestimmtheit den Beweis dieser Theorie erbracht. Wie aber anderseits die Beobachtungen über ein eventuelles Größerwerden der Formen mit dem Sinken der Temperatur im Herbst noch nicht abgeschlossen sind, so habe auch ich einstweilen einen entscheidenden Beweis dafür oder dawider bis jetzt nicht erbringen können. Indessen muß doch gesagt werden, daß die Art dieser Temporalvariation es wahrscheinlich macht, daß bei geringerer Eierzahl, größerer Entwicklungszeit und ebenfalls längerer Entwicklungsdauer

bis zur Geschlechtsreife auch eine etwas beträchtlichere Größe von Sommerformen, die in kühleres Wasser gelangen, erreicht werden wird. Derartige Versuche sind noch anzustellen. Was aber den ersten erwiesenen Teil dieser Temperaturvariabilität anbetrifft, so besteht er nach unsern Versuchen darin, daß die Formen bei höherer Temperatur erstens unter Umständen sehr viel früher geschlechtsreif werden, in einem jugendlichen, unausgewachsenen Zustande, und daß zweitens der Eintritt der Geschlechtsreife bzw. der Produktionstätigkeit das individuelle Wachstum, wenn auch nicht fixiert, so doch stark herabsetzt. Mit Hilfe dieser zwei Umstände läßt es sich erklären, daß unter den Sommerindividuen, namentlich unter Hinzuziehung auch der numerischen Erhöhung der Produktionsfähigkeit mit steigender Temperatur, die Überzahl oder die Hauptmenge der gefangenen Exemplare kleinere, gewissermaßen jugendliche und noch unausgewachsene Formen sind.

Über die finale Seite der Temperaturvariabilität dieser Species können wir sagen, daß sie ebenfalls wie bei *Hyalodaphnia* in einer die Verminderung der inneren Reibung oder der Schwebefähigkeit kompensierenden Variation des Formwiderstandes besteht. Während aber bei voriger Species von den Faktoren des Formwiderstandes [1]) insbesondere der sog. Projektionswiderstand kompensierend sich änderte, haben wir es hier mit einer Änderung hauptsächlich der spezifischen Oberfläche, d. h. des Verhältnisses von absoluter Oberfläche zu Volum zu tun. Eine Variation dieses Faktors kommt meistens durch einfaches, oft im mathematischen Sinne ähnliches Größer- oder Kleinerwerden des betr. Körpers zustande, und insofern, als ein kleinerer Körper langsamer sinkt als ein ähnlicher größerer, besitzen auch die kleineren Sommerformen eine größere Schwebefähigkeit als die voluminöseren Frühlings- usw. Formen. Nähere Ausführungen hierüber sind an dieser Stelle nicht am Platze.

Desgleichen habe ich mich auch über die phylogenetischen Beziehungen dieser Temporalvariabilität an andrer Stelle geäußert [2]).

[1]) Siehe z. B. Wo. Ostwald, Pflügers Archiv f. Physiol. Bd. 59. 1903.
[2]) Wo. Ostwald, Zool. Jahrbücher, Abt. f. Syst. usw. 1903.

IV.

Zusammenfassung und Schlüsse.

Im folgenden sollen die Ergebnisse des zweiten und dritten Abschnittes dieser Untersuchung kurz zusammengefaßt sowie nach einigen Beziehungen miteinander verglichen werden.

Zunächst handelt es sich in beiden Fällen darum, auf statistischem Wege nachgewiesene Temporalvariationen näher und insbesondere experimentell zu untersuchen. Im speziellen sollte der Versuch gemacht werden, die genannten zwei Gruppen von Temporalvariationen im Anschluß an die Untersuchungen von WEISMANN, DORFMEISTER, E. FISCHER und STANDFUSS insofern schärfer zu umgrenzen und zu definieren, als versucht werden sollte, auch bei ihnen den alleinigen Einfluß eines Faktors des Begriffes »Jahreszeit«, den Einfluß der Temperatur nachzuweisen. Dieser Nachweis scheint mir für die erste Gruppe der untersuchten Temporalvariationen völlig, für die zweite Gruppe zum wesentlichen Teile erbracht worden zu sein. Wir werden also diese zwei Fälle mit Recht ebenso wie die in den zitierten Arbeiten untersuchten Variationsgruppen anstatt mit dem Namen »Temporalvariationen« mit der genaueren und engeren Bezeichnung »Temperaturvariationen« versehen können. Insoweit bieten auch diese Untersuchungen nichts wesentlich Neues. Dieses beginnt, wenn wir die einzelnen Eigenschaften näher betrachten, die mit der Temperatur variieren. Hier ist ein interessanter Unterschied insofern festzustellen, als in den älteren Untersuchungen fast ausschließlich (mit sehr geringen und nicht genauer untersuchten Ausnahmen, den Flügelschnitt der Schmetterlinge betreffend) die Färbung resp. Zeichnung der Organismen variierte, während es sich hier um direkte Einflüsse der Temperatur auf morphologische Verhältnisse, auf Gestaltungsvorgänge handelt. Es ist oben schon angedeutet worden, daß die Auslösung resp. Abänderung von Wachstumsgeschehnissen durch einen einzigen Faktor, die Temperatur, ein jedenfalls bedeutend komplizierterer Vorgang ist als eine entsprechende Variation der Färbung und Zeichnung. Umgekehrt ist dann aber auch der Nachweis einer mehr oder weniger einfacheren oder direkteren Beziehung zwischen Temperatur und Wachstum von größerem, entwicklungsphysiologischem Interesse, da er entsprechend

einen tieferen Einfluß auf unsre Vorstellung von biologischen Geschehnissen spez. von dem Verhältnis äußerer Faktoren zu Organisation, Gestalt usw. der Organismen ausübt. Ich glaube, daß insbesondere denjenigen Forschern, welche in einer Behandlung biologischer Probleme unter mehr physikalisch-chemischen Gesichtspunkten eine besonders reiche und die für die nächste Zukunft ergiebigste Quelle von Erkenntnissen sehen, der bezeichnete Nachweis von einigem Wert sein wird. Auch ich möchte das Hauptergebnis dieser Untersuchungen als den Versuch eines Vorstoßes in dieser Richtung angesehen wissen.

Die weiteren Resultate beziehen sich besonders auf die Art und Weise dieses Temperatureinflusses im engeren Sinne. Und zwar ergibt die Untersuchung, daß dieser Einfluß der Temperatur auf Wachstumsgeschehnisse zweierlei Art sein kann. Die erste Art läßt sich in gewissem Sinne leichter definieren als die zweite, da es sich im ersten Falle nur um die Beeinflussung einer Kategorie physiologischer Vorgänge durch die Temperatur handelt, nämlich nur um eine gesetzmäßige Variation von reinen Wachstumsgeschehnissen. Eine derartige direkte Abhängigkeit der Wachstumsvorgänge von der Temperatur liegt in dem ersten untersuchten Falle, bei *Hyalodaphnia* vor. Allerdings genügt diese Charakteristik noch nicht zur Unterscheidung der Einflüsse erster Art von denen der zweiten; auch bei den letzteren haben wir eine unmittelbare Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur feststellen können. Es kommt vielmehr zur Definition der ersteren Beeinflussung hinzu, daß die Wachstumsvorgänge, welche infolge veränderter Temperatur variieren, sog. spezifische sind, d. h. daß es sich nicht nur um einfache Wachstumsbescheinigungen usw. handelt, sondern daß der Temperatureinfluß sich insbesondere in den Gestaltungsvorgängen wirksam erweist. Diese Beziehung ist aber in allgemeiner Hinsicht die interessanteste, darum, weil mit ihrem Nachweis die Entwicklungsphysiologen imstande oder genötigt sind, die Tatsache der direkten Beeinflussung spezifischer Wachstumsgeschehnisse durch einen äußeren Faktor in ihre Theorien aufzunehmen. Wennschon die »Mechaniker« oder besser »Physikochemiker« unter den Entwicklungsphysiologen die oben zitierten Arbeiten von Weismann usw. als Beispiele der direkten Abhängigkeit auch von Entwicklungsgeschehnissen von einem äußeren Faktor anführten, so wurde ihnen jedoch von den »Vitalisten« bzw. den Forschern, welche eine Betrachtung biologischer Probleme unter dem Gesichtspunkte »der Eigengesetzlichkeit der biologischen Ge-

schehnisse« für die zweckmäßigste hielten[1]), erwidert, daß derartige Eigenschaften wie Färbung und Zeichnung bzw. ihre Entwicklung ebenso oder ähnlich wie etwa spezifisches Gewicht, Volum, Größe usw. nicht zu den eigentlichen, typischen biologischen Eigenschaften gehören. Durch den Nachweis eines Gleichgewichtsverhältnisses auch zwischen spezifischen Wachstumsvorgängen und einem äußeren Faktor, also zwischen Temperatur und biologischen Geschehnissen typischer Art, wird den Forschern zweiter Richtung wiederum, wie schon oft in der Geschichte der Wissenschaft, ein Stück eines Gebietes, auf dem bislang die Herrschaft ihrer Anschauungen für unumschränkt galt, streitig gemacht.

Die zweite Art der in dieser Arbeit untersuchten Temperatureinflüsse läßt zwei Faktoren oder Sondereinflüsse erkennen. Der erste Einfluß besteht in der Beschleunigung des Wachstums speziell der Geschlechtsreife mit steigender Temperatur, eine Beziehung, die schon oft in der Biologie nachgewiesen, wenn auch noch nicht der Gegenstand eingehenderer Untersuchungen allein gewesen resp. zahlenmäßig usw. festgestellt worden ist. Dieser Faktor allein würde indessen nicht zum Zustandekommen von Temperaturvariationen genügen. Als zweiter Sondereinfluß der Temperatur, der die Variabilität im eigentlichen Sinne auslöst, kommt die Fixierung bzw. starke Herabsetzung des individuellen Wachstums mit dem Eintritt der Produktionstätigkeit hinzu. Während man den ersten Einfluß der Temperatur als einen direkten oder unmittelbaren bezeichnen kann, hat der zweite Faktor nur einen indirekten Zusammenhang mit ihr, insofern als die bezeichnete Eigenschaft nicht nur von der Temperatur ausgelöst werden kann, sowie den zuerst beschriebenen Einfluß der Temperatur als Voraussetzung hat. Wenn dieser zweite untersuchte Fall von Temperaturvariationen also in entwicklungsphysiologischer Hinsicht weniger oder kaum ergiebig ist im Vergleich zum ersten, so ist es doch nach andern biologischen Richtungen, z. B. in fortpflanzungsphysiologischer oder weiterhin auch verbreitungsgeschichtlicher usw. Beziehung, wie oben angedeutet wurde, vielleicht geeignet, Interesse bzw. den Wunsch nach weiterer Untersuchung zu erwecken.

[1]) Ohne dies Übergewicht »eigengesetzlicher« Erklärungsweise in einem konkreten Beispiele erwiesen, d. h. ohne mehr als eine negative Arbeit einstweilen geleistet zu haben.

Besprechung.

Krašan, Franz, Ansichten und Gespräche über die individuelle und spezifische Gestaltung in der Natur. Leipzig, W. Engelmann, 1903. VIII u. 280 S. M. 6.—.

Verf. wünscht durch sein Buch die Lösung des Deszendenzproblems wenigstens vorbereiten zu helfen und legt auf Grund seiner zahlreichen, wertvollen Kulturversuche an Gebirgspflanzen seine Auffassungen von Art- und Rassenbegriff und Art- und Rassenbildung dar. Die Behandlung seines halb-philosophischen Stoffes sucht Verf. durch »weiteres Ausholen und durch ein tieferes Eingreifen in die verschiedensten Disziplinen der Naturwissenschaft« — besonders durch Betonung der Berührungspunkte zwischen der Mineralogie und den biologischen Wissenschaften — zu fördern. Dem Fachmann, der mit den Fragestellungen des Verf. bereits vertraut ist, wäre vielleicht eine gedrängtere Darstellung des Stoffes willkommen gewesen; er wird aber gleichwohl den Ausführungen des Verf. überall willig folgen, da wir in allen Kapiteln den Verf. bekannten Erscheinungen neue Gesichtspunkte abgewinnen sehen. Eigenartig wie im Inhalt ist das Buch auch in der äußeren Form: die meisten Kapitel sind in Dialogform geschrieben.

Besonders verwiesen sei der Fachbotaniker auf den des Verf. »reziproke Kulturen« behandelnden Abschnitt. —

Was Verf. S. 32 über die Gallen und ihre Entstehung sagt, steht in so schroffem Widerspruch zu dem, was über diesen Punkt wohl als allgemein anerkannt bezeichnet werden kann, daß gleich dem Ref. wohl mancher Leser bedauern wird, neben den Behauptungen keine eingehendere Begründung zu finden, als sie Verf. gibt.

E. Küster.

The Early Development of Pennaria tiarella McCr.

By

Chas. W. Hargitt[1].

With Plates XXIV—XXVIII.

Eingegangen am 15. April 1904.

Contents.

I. Introductory.

In a previous contribution on the natural history of *Pennaria tiarella* by the present writer '00, occasion was taken to present some observations upon the early development, but chiefly of a tentative and preliminary character. It was fully expected that a full account of the entire development would be made at a very early date, but the imperfect preservation of material collected at the time

[1]) Contributions from the Zoological Laboratory, Syracuse University.

rendered necessary a postponement till such time as additional collections might be made and more satifactory methods of preservation applied, neither of which occurred till the summer of 1902, since which time extended absence from my laboratory has further delayed its prosecution.

It was also hoped that during the sojourn of several months at the Zoological Station at Naples I might be able to secure material for the study of *P. Cavolini* with a view to critically compare it with the former. In this however I was doomed to disappointment, since the apparent lateness of the breeding season of the latter during the past summer and the extreme scarcity of material made it impossible to make any observations upon its development. While regretting that owing to these conditions, as well as to farther disappointment in the results of preservation of material obtained at Woods Holl, certain aspects of the problem may be less conclusively determined than was expected, it seems better upon the whole to submit such results as have already been obtained, leaving for subsequent inquiry such phases as may call for additional attention.

II. Methods.

It has already been intimated that methods of fixation and preservation formerly employed proved unsatisfactory in many respects. It is therefore important that certain estimates given on modes of fixation in the previous paper (op. cit.), be somewhat modified. I formerly expressed some slight preference in favor of KLEINENBERG's picro-sulphuric acid, or picro-acetic acid. While for some phases these reagents afford fairly good fixation, for the cytologic study of the internal conditions of the egg in very early maturation and fertilization they have been almost worthless. The repeated experiments on fixation of these eggs have shown them to be unusually difficult to handle by any of the more common methods, tho in many cases fairly good results were obtained provided the material was used very soon after preservation. If left for six months or more it proved very unsatisfactory.

In my later experiments I have found the various corrosive sublimate solutions to give upon the whole the best results, particularly if the alcoholic solutions were used. It was not found that the addition of acetic acid to these preparations had any appreciable value, tho in a few cases there seemed to be some slight advantage

in uniformity of results where glacial acetic acid was added to the alcoholic sublimate to the amount of 5 %.

Flemming's strong solution usually gave excellent fixation, but, as noted in the previous paper, rendered subsequent staining difficult and more or less unsatisfactory. Hermann's solution was similarly good, tho with similar drawbacks as to subsequent operations of staining, etc.

For immediate use I have obtained excellent results in fixation with a 10 % solution of formol in sea water; in some cases indeed a 20 % solution in the same medium proved very satisfactory. In a few cases I have tried the formol in full strength, but it seemed to operate with much less vigor and with apparently indifferent subsequent utility. In a few cases I have obtained excellent results from a mixture of equal parts of a saturated solution of corrosive sublimate and 10 % solution of formol.

The eggs of *Pennaria* seem not to show that peculiar reaction to any one or few fixing agents in a specially favorable way as is the case with many other eggs, such as those of annelids, molluscs, etc. The same is likewise true of the eggs of *Eudendrium*, *Clava*, and others having large stores of yolk. I have also found that in such eggs there is an apparent deterioration in cytologic characters from extended preservation. If used within a few weeks or even a few months the reagents above indicated have proven fairly satisfactory, while if kept in storage for a longer time they have proven increasingly refractory. This has been found true no matter whether preserved in alcohol or formalin, whether kept in vials with glass stoppers, or with cotton plugs, or sealed with paraffine.

What has just been said as to fixation and preservation applies in general to staining reactions. Material freshly killed may be fairly well stained by any of the commoner nuclear stains, even when stained in toto. To obtain the best results in details of mitotic figures, chromosomes, etc., it was found necessary to stain with Heidenhain's iron haematoxylin on the slide.

Many attempts to obtain satisfactory differential staining of the entire eggs for surface study by methods which have proven so exceptionally good with the eggs of molluscs, annelids, etc., have been most disappointing failures. Conklin's picro-sulfuric-haematoxylin gave the only results worthy of mention, and even this was of small value.

III. Origin and Growth of the Eggs.

In a paper on the morphology of *Pennaria* SMALLWOOD ('99), gave a brief account of the growth of the eggs in connection with some account of their origin. In the various details of my own work it has become necessary to review in some measure this feature and I have been able to confirm SMALLWOOD's observations in all essential points and in a few details to extend them as well as to compare them with the corresponding phases in the history of the egg of *P. cavolini*.

In most respects these species show almost identically the same aspects of origin and growth. While in their general features the medusae of the two species are very similar in shape, size, etc., I have not been able to determine that the medusa of *P. cavolini* ever becomes free from the hydroid or leads in any sense an independent life. In the original account given by CAVOLINI (1785), he describes the larvae as escaping from the attached medusa. So far as I am aware the medusa has never been described, and it has probably rarely been seen in a free state, yet I am constrained to believe that in some cases it may share with *P. tiarella* a brief free-swimming phase during which it probably discharges the sexual products in quite a similar way. I find it going forward in development and becoming so loosely attached that its connection could hardly fail to become broken at times during the expulsion of the sexual products, and this motion could hardly fail to give to it at least a brief period of free life. Preserved specimens in a perfect condition of development moreover never have shown any evidence of any development of the eggs or of larvae. It would seem therefore quite probable that were careful search made for it during the particular period of its maturity it would be found, and would I believe conform in this respect with the former species.

The eggs originate in the ectoderm of the manubrium just as as in *P. tiarella*, and grow in much the same way, tho it should be mentioned in this connection that from the first the structure of the egg is of a distinctly reticular character, and continues thus up to the period of full growth, while the egg of *P. tiarella* has, as I have elsewhere shown, a definitely granular structure, during growth and early development.

The number of eggs to reach maturity is about the same in both species, averaging from six to eight, rarely more, tho' often

less. If we consider the immense number of primitive ovarian cells it might seem that a much larger number would reach maturity, as is the case with many other similar medusae. When however it is borne in mind that the eggs of *Pennaria* are relatively very large it will be seen that the number must be correspondingly smaller.

The same phenomenon of cannibalism among these eggs occurs in both species, the growing eggs feeding upon their less fortunate fellows, so that by the time the medusae are ready to discharge them almost all of the primitive ova, or pseudocells, as they have been designated by BRAUER, have been devoured, or absorbed.

There is an apparent difference between the two species in that in the one, *P. tiarella*, there seems to be developed among the growing eggs definite pseudopod-like processes which insinuate themselves among the pseudocells and engulf them entire, while in the other these lobe-like pseudopods are replaced by delicate thread-like filaments which insinuate themselves among the eggs and seem to act like disintegrating ferments, the pseudocells appearing to dissolve under their touch and to be absorbed in a more or less liquefied condition. I have not found any evidence of the bodily engulfment of these primitive ova such as SMALLWOOD has found in the former species, and as DOFLEIN ('96), ALLEN ('00), and MAY ('03) found among the Tubularidae.

It seemed rather characteristic in the observations just cited to find, particularly among the species of *Tubularia*, a very prevalent condition of amitosis among these pseudocells, even after their absorption by the growing eggs. I have found nothing whatever of this character in *Pennaria*. The pseudocells appear to simply disintegrate or break down as under the influence of a ferment, as already suggested, showing no distinguishable cytogenic indications of any sort. May it not be that in this phenomenon as found in *P. cavolini* we have a clue to the more highly reticular character of the egg cytoplasm, already referred to, the reticulum thus serving as a meshwork for the retention as well as absorption of the liquified ova?

In this connection may be pointed out a phenomenon not unusual among the eggs of Hydromedusae, namely, a considerable variation in size, some becoming almost if not quite, twice as large as others in the same medusa. This may be probably accounted for by the peculiar mode of nutrition of the growing eggs as already described. Those to get the start maintaining it during growth, and since in all cases where the ephemeral history of the medusa exacts a simul-

taneous discharge of all the eggs, those having been late in the original growth impulse must mature more rapidly and therefore be of smaller size at the time of liberation. This difference in size may possibly be due in certain cases, as pointed out by ALLEN (op. cit.), to the fact that occasionally two growing eggs which come into close contact during growth may actually fuse bodily, and that when this occurs during later growth must result in a single gigantic egg, which undoubtedly must give rise to a correspondingly large larva, such large larvae not being specially rare.

It would be a fruitful subject for inquiry as to whether in these cases of fusion the two nuclei likewise fused into a common large nucleus, and if so what changes occurred during the process of maturation. Or if there was no fusion what changes occur during the process of the disintegration of the one or the other, or whether indeed both might not share the same fate, involving a sort of fragmentation, a subject further considered in another connection.

During growth the eggs naturally have a more or less flattened or saucer-like shape from their position within the ectoderm of the manubrium, and with irregular marginal lobings due to the variously shaped absorbent processes, similar in some respects to the growing egg of *Hydra*. But as the growth approaches completion the eggs withdraw the processes, become definitely spherical, acquire the distinctive pigment and form conspicuous bodies within the bell of the medusa, as shown in a former paper (op. cit.).

IV. Maturation and Fertilization.

In view of the opacity of the eggs of these species any satisfactory observation upon them during life is extremely difficult, except that having reference chiefly to superficial aspects. Concerning the latter mention may be made first of the polar bodies. Whether from their formation before the discharge of the eggs, or from their ephemeral character, or from reasons unknown, I have been able in only a few cases to definitely distinguish these bodies. In one case shown in Figs. 35—40 what seemed both from general aspects and position and the relation of the subsequent cleavage, to be a polar body was distinguished and followed during the entire period of the early cleavage. It was not possible however to distinguish within these corpuscles any indications of nuclear matter, tho as will be shown in another connection this may not be unusual. From sub-

sequent studies of the cytologic conditions found I am constrained to believe that probably these bodies are usually formed just prior to the discharge of the egg, and that moreover the membraneless condition of the eggs renders them quite ephemeral.

Among hundreds of eggs which have been studied in sections it is, however, almost as rare to find clear evidences of the internal phenomena of maturation. In Fig. 47 is shown one of a very few such cases which have come under observation. And I may say that the same is likewise true of the eggs of several other hydroids and medusae which have come under my notice. In the section to which reference has just been made the egg had been killed in FLEMMING's solution and stained on the slide with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin, but not the slightest indication of chromatin could be found within the nuclear area. This condition seems to prevail for some little time both prior to, and following, the direct process of maturation, and indeed it seems to continue for some time following the ingress of the sperm. Sections fixed within fifteen minutes after artificial fertilization rarely showed distinguishable traces of either egg or sperm nucleus, or chromatic elements.

In this connection may be pointed out what seems somewhat noteworthy, namely the apparent dissolution of the nuclear membrane and the subsequent disintegration of the nucleus shortly before the discharge of the egg.

Sections through the entire body of the medusa at this time showed in almost every case the migration of the nucleus to the outer periphery of the egg, and in many cases its apparent protrusion against the retaining ectoderm of the manubrium, where by degrees it became more and more indefinite in form and structure and finally lost entirely its chromatophilous qualities. Just what may be the significance of these nuclear phenomena does not seem to be at all clear. That they may sustain some relation to the nuclear metamorphoses associated with maturation does not seem improbable, notwithstanding the apparently anomalous features involved.

Similar observations have been made by others at various times and upon various eggs.

KOCH ('87), has called attention to a very similar condition in the egg of *Gorgonia*, in which following fertilization and including the earliest phases of cleavage, it is impossible to distinguish the nuclei. KOCH is disposed to regard the phenomenon as in some way due to the direct effects of fertilization.

As I have intimated above, and have likewise shown in connection with the development of *Eudendrium* ('04), it must be due, at least in these forms, to conditions preceding fertilization.

Hickson ('94), has described almost identical phenomena in the development of several alcyonaria, notably *Distichopora*, and ascribes it without hesitation to a process of nuclear fragmentation, citing in support of his view considerable evidence from widely different sources and of high character.

Kingsley ('92), has noted a somewhat similar condition in the egg of *Limulus*, but ascribes it to some chemical change which occurs at this time in the constitution of the egg protoplasm.

Mayer ('77), has also observed the same conditions in the early history of the egg of *Eupagurus*. He finds that the germinal vesicle disappears while the egg is still in the ovary, thus leaving the newly laid egg enuclear. Just prior to its disappearance he finds it passing from its normal place at the center to the periphery of the egg, where it may be distinguished within a protoplasmic area. This migration to the periphery he regards as abnormal, suggesting that it probably was indicative of the disintegration of the egg.

As will be seen Mayer's view has much in common with that of Koch (op. cit.). Like this observer Mayer considers this disappearance as following upon fertilization, and probably in some manner caused by it. As I have already shown this is certainly not true in the case of *Pennaria*. Indeed, as is well known now, the supposed abnormality of the migration of nucleus to the periphery of the egg is a very familiar phenomenon and involves nothing unusual or abnormal. Its total disappearance, which Mayer claims to have carefully demonstrated, is only one more among many similar cases which have been observed.

While not undertaking to cite numerous other cases of similar import, some of which I have elsewhere reviewed, I cannot pass without considering in some detail a series of extremely interesting and important experiments and observations recently made by Lillie ('02), several of which have an intimate bearing upon the subject here under discussion. This is particularly the case with those portions dealing with nuclear phenomena involved in the breaking up of this organ and the dispersal of its elements throughout the cytoplasm. I can best present Lillie's views by quoting directly his own words. Discussing this aspect of the matter he says, »The chromosomes are in process of breaking up, the granules are scatter-

ing throughout the cytoplasm, the larger portions, however, remaining in the center. It is not possible to believe that the scattered particles are ever entirely gathered in again. A great part of the granules must be lost in the cytoplasm, and never form part of the nuclear area that is seen later in each egg. In this case there can be little doubt that diffusion of nuclear matter throughout the cytoplasm takes place. The ultimate effect of this is, of course, problematical; but it may be significant that this experiment was one of the most successful .... of the entire series. Even the smallest discernible particles of chromatin exercises, apparently, a liquefying effect on the cytoplasm, and thus appear to lie in vacuoles, a condition analogous to the return of the nucleus to its resting condition.«

In citing these observations in this connection I do not overlook the fact that they pertain primarily to conditions which are more or less artificial, and which may, to a greater or less extent, be supposed to have induced them. In other words, that the results, while similar in many respects to phenomena occurring naturally in certain cases, are analogous rather than homologous. On the other hand, it should not be overlooked that so far as end results are concerned in the development of the embryo they have not in any appreciable way interfered with normal processes. And if such be a fair inference it seems to me we may safely presume that conditions in no appreciable degree different, which have been cited by other observers under admittedly normal influences, such as those previously noticed, are to be accepted as facts whatever interpretation we may choose to give to them.

So far as the case of *Pennaria* is concerned the facts are not altogether convincing. Whether there may not be in certain cases substantial evidences of fragmentation and subsequent reorganization of nuclei from such scattered fragments, while in others it may be possible to trace a direct lineal connection of every nucleus throughout the embryonic history, without involving any insuperable contradiction or difficulty would seem a fairly safe presumption. In any case there can be no possible doubt as to the fact, that during a certain clearly defined period in the earlier history of this egg some change, chemical or physical, or both, supervenes which renders impracticable any differential demonstration of those nuclear phenomena which during this period are usually easily and clearly distinguishable. It is not impossible that this may be chiefly chemical, due to some intricate

processes of metabolism, during which neither basic nor acid stains have any effects upon just those elements with which we are concerned. As is well known, such conditions do occur in varying degrees, tho not to such extent as to involve any considerable doubt or discredit upon the value of modern staining methods in general. On the other hand, if we may assume the operation of disintegrating factors during the complex metabolism and molecular readjustments involved within this period of intense protoplasmic activity such as result in the breaking down and dispersal of the chromatic material, as the observations of LILLIE above cited clearly seem to demonstrate, it is quite easy to explain the conditions here under consideration.

Of some degree of significance in this connection is the fact that following this non-staining, or achromatophilous period there is often found what, to all appearances, seem to be minute nuclear vesicles, in some cases singly, oftener in groups, or nest-like clusters, as shown in Figs. 46, 48, 49. I was at first disposed to consider these vesicular nuclei as indicative of amitotic division, and there are not lacking other evidences which might be considered as confirming this view; but upon the whole the conditions first mentioned, namely, that of nuclear or chromatin vesicles, better harmonize with the assumption of a previous nuclear fragmentation, followed later by a corresponding period of nuclear reorganization.

METSCHNIKOFF ('87, p. 29) has called attention to somewhat similar nuclear conditions, and has in several of his figures shown very similar nuclear features, but offers no special explanations as to their origin or significance. Indeed concerning certain aspects referred to he expressly says »Die Bedeutung dieser Structurverhältnisse ist mir unbekannt geblieben«.

In Fig. 48 will be noted some three well defined nuclei, all in the resting stage, one perfectly typical, another equally so except for the minute chromatin vesicle just to one side of it, while the third is composed of several nuclear structures, comprising a nest of vesiculate bodies of varying size. All these nuclear centers occurred within two consecutive sections, and were the only nuclear structures in the egg. The fact of there being three, an odd number, is also significant. No traces of asters or other nuclear features were distinguishable.

In Fig. 49 is shown a somewhat different condition, possibly associated with the formation of the polar body, which is shown at

the surface. In the nucleus involved in the phase of maturation here shown we have the same vesiculate condition, apparently passing into the typical resting stage following maturation, with the aster still showing at one pole of the nuclear area.

The presence of another conspicuous nuclear center in close proximity to the former, both occurring in the same section, and as in the previous case being the only nuclei to be distinguished in the entire egg is significant. There could not be discovered any evidence that this spindle was in anywise related to a sperm nucleus, no sign of that body being apparent. To all appearance it seemed to be an ordinary nucleus in the process of mitotic division. It presents the interesting coincidence that when the division is complete and the nucleus has passed into the usual resting stage that we shall have here, as in the former case, an odd number of nuclei. Whether the coincidence is anything more than incidental is perhaps doubtful, yet none the less interesting.

In Fig. 50 is shown a series of nuclear characters still somewhat different from either of the former. The most remarkable aspect of the present series is the elongated, clavicular-like nucleus, which, as will be seen, is in all essentials, save that of shape, a typical resting nucleus. While such a nucleus among certain Protozoa would not be an occasion for remark, it is more or less anomalous among Metazoa. Shall we regard it, in its present aspects, as definite and final in form, or may it not be a stage in nuclear metamorphosis, passing from the condition of a chain-like series of nuclear-vesicles into a connected whole, gradually to assume the spherical condition? On the other hand, might it be interpreted as a phase in amitotic division, the somewhat unusual elongation being merely incidental? Upon the whole it seems to me that the former alternative is the more probable, namely, that in this as well as in the former series of vesicular nuclei, including such as those shown in Fig. 46 we have a somewhat remarkable series of nuclear metamorphoses, perhaps arising somewhat spontaneously from promiscuously distributed nuclear fragments in some cases, probably in others by direct derivation from a single original nucleus by ordinary processes of division.

Concerning the immediate phenomena of fertilization but little can be said. The opacity which as previously suggested rendered difficult any critical observations as to the internal phenomena of maturation, has operated with even greater force to prevent any critical study of fertilization of the eggs during life, and unfortun-

ately the refractory character of the eggs in relation to fixation and staining has made almost equally difficult a satisfactory study of the phenomena by means of sections or other micro-chemical methods.

It has been generally assumed that in many cases among hydroids having sessile gonophores, such as *Eudendrium*, *Clava*, *Hydractinia*, etc., fertilization is accomplished by the sperms penetrating the ectoderm of the gonosac and thus getting access to the egg. As I have elsewhere pointed out this has seemed somewhat doubtful, tho I have not been able to clearly explain it otherwise. In the case of *Pennaria*, where the eggs lie just within the delicate ectoderm of the manubrium, a much more delicate membrane than that of *Eudendrium*, or indeed most of those just mentioned, I have not among hundreds of cases kept under close observation found a single case where there has been the slightest evidence of fertilization of the unlaid egg. I have taken special pains to isolate many specimens of female medusae just before the discharge of the eggs, as well as others during the process of their discharge and have never found any indications of fertilization of the eggs. That the fault was not in the eggs themselves is abundantly evidenced in that they were promptly fertilized after the introduction of sperms from the vessel where only a few minutes before the medusae had been swimming. It might be urged that in such cases as *Pennaria* whose eggs are freely discharged and therefore open to the easy ingress of the sperm, the latter are not adapted to penetrate even a delicate membrane such as is found here. While not without a measure of plausibility it seems to me to lack evidence. I have not been able to distinguish any apparent difference in the structural characters of these sperms as compared with those of other Hydromedusae.

As a rule the male medusae are liberated first and promptly discharge the sperms while actively swimming. The females usually escape shortly later, tho they often discharge the eggs while still attached to the hydroid. Fertilization takes place very soon after the eggs are discharged, and in specimens in the aquaria, or in the smaller vessels used for observation under the microscope, the sperms often surround the eggs in such numbers as to give it a ciliated appearance and even give to it a rotary movement owing to their active movements. But aside from the slight surface contortion of the egg which may be sometimes seen during the contact of the sperms when under the microscope it has not been possible to trace the process. The eggs are membraneless when laid, and none is subsequently

formed, tho a thickening or condensation of the ectoplasm which might be mistaken for such is often found during later cleavage.

As previously mentioned the character of the egg likewise renders impracticable any study of internal evidences of fertilization in the live egg.

Furthermore, the condition of the eggs resulting from fixation has proven such as apparently to render almost equally difficult any satisfactory subsequent study of the internal phenomena of fertilization. It has not been difficult to demonstrate the presence of the sperm head in eggs fixed within from fifteen to thirty minutes after the probable time of entrance, but the course of the sperm within the egg I have not been able to trace in a single instance. It apparently leaves no track whatsoever in the cytoplasm. Nor have I been able to demonstrate the conjugation of the germ nuclei. The sperm nucleus, like that of the egg during maturation, seems to lose more or less completely its chromatophilous properties soon after its entrance, nor does it appear to recover these characteristics in any distinguishable degree, so far as I have been able to determine.

In Fig. 49 is shown a section comprising conditions found in two consecutive sections of an egg which appear to suggest fertilization features, tho of a somewhat anomalous, perhaps pathologic character. A study of adjacent sections show unmistakeably the final phases of maturation, one of the polar globules being shown at the surface, and the other appearing in connection with an adjacent section of the series. In the immediate region of the polar globule is shown a nuclear condition simulating, if not indeed being in fact, the return of the nucleus to a resting stage following maturation. Associated with it are to be seen three asters with two well-defined spindles, a condition well known in connection with experimental methods, as well as in cases of polyspermy. Whether the latter be the condition here may not be improbable, tho if so it would seem highly probable that among hundreds of eggs examined in section other similar cases should have been found, but this is the only instance noticed.

An interesting condition is also to be seen in the presence of another well developed amphiaster in the same section and at considerable distance from the former. To all appearances it was an ordinary nucleus in the metaphase of division, tho how to correlate it with the conditions of the former is not at all clear. Whether both may be in some way expressions of abnormal, or pathologic processes or conditions would seem not improbable, except for the

fact of its apparent singularity among the very large number examined. Of course, it is not impossible that other similar cases might have been overlooked. Further than this statement of facts and suggestion of possibilities I have nothing to propose.

Conditions somewhat similar in some respects are shown in Fig. 48, and in less degree in Fig. 50. In the first will be noted the presence of three definite nuclei, all in the so-called resting stage, and all occurring within two consecutive sections, and moreover, the only nuclei found in the egg. A previous reference in some detail to these figures obviates further discussion of them here.

While these primary and more immediate phenomena of fertilization must therefore remain undecided and uncertain so far as this egg is concerned, it has been comparatively easy to demonstrate the more or less profound effects of fertilization upon the egg cytoplasm and its organization. In eggs which were fixed by the usual methods, some of which have been referred to in an earlier section, shortly following the entrance of the sperm, the cytoplasm exhibited various aspects of condensation, vacuolation, etc. indicative of the operation of conditions of tension or stress or other forms of activity. There were not lacking indications of cytoplasmic movements, or readjustments similar in some respects to those discussed in another connection under the head of »ectosarcal phenomena«, involving the formation of papillae, connecting threads, etc.

It had seemed at first that these conditions might have been induced by certain coagulating effects of reagents used in fixation, but its general occurrence only, or chiefly, during this early phase of development, and its insensible graduation into undoubted centers of definite cytoplasmic activity associated with early cleavage can leave little doubt that it is in reality a direct result of fertilization. In Figs. 43, 47, as well as in many others, may be seen representations of some of these internal aspects, though no drawing can adequately express the intricate and finely graduated conditions which occur more or less abundantly at this time.

Conditions very similar to these are shown in several figures by Koch and Metschnikoff, as discussed in another connection, which seem to justify the inference that probably the phenomena are more or less common throughout the entire group of coelenterates, particularly in eggs like those of *Pennaria*, in which there is a considerable amount of deutoplasm, giving to them a granular texture within a viscid matrix.

V. Experimental.

In connection with the foregoing observations concerning nuclear fragmentation and associated phenomena should be considered certain experimental results obtained during the progress of the work. Some of these have been briefly noted in the previous paper already cited. These will only be referred to incidentally. The first has to do wholly with the relations of the medusae to light or darkness, and so far as the experiments go they seem to be but slightly or not at all affected by such changes, tho at the same time they have rather definite time relations in the matter of discharging the sexual products.

The second of the experiments had to do wholly with the influence of temperature in relation to the matter of discharge of the sexual products and to the rate of cleavage and associated phenomena. In both respects it was found that temperature had a very noticeable effect. The same was true as to the rate of development and degree of activity of the larvae.

It was of a third class of experiments that most interest was involved, namely, those concerning the capacity of fragments of eggs to continue development and to produce entire embryos. The presence of ectosarcal globules upon the surface of many eggs, and their frequent detachment during cleavage without in any appreciable degree affecting the normal progress of development, suggested first the experiment of artificially removing still larger portions, and finally of dividing the various blastomeres during early cleavage. As is well known, the work of Roux, Driesch, Wilson, Morgan, Loeb and others had clearly demonstrated, tho in varying degrees, the development of partial or entire embryos from portions of the egg. Loeb had shown '94 that under the stress of osmotic pressure double or multiple embryos of sea-urchins might be produced. The ectosarcal phenomena, to be discussed in detail in another connection, showed many features in common with the results of Loeb, but in the experimental features under consideration here there was little which might be considered as analogous.

Following the excision of small fragments from the eggs at various stages which, as has already been suggested, had no unfavorable effect on the progress of development, various experiments were made in artificially dividing eggs during the several early phases of cleavage. This was naturally more easily accomplished during the first cleavage and in Figs. 62—69 Plate XXVIII, are shown some of the results so

far as they appear upon the surface. As will be seen, each of the resulting halves behaved in a manner indistinguishable from that of normal eggs. These half embryos were followed through the entire process of cleavage and through the later metamorphoses into planula and polyp, and in every respect, size alone excepted, the processes were perfectly normal, as may be seen by a comparison with the figures of Plate XXV, where is shown the development of perfectly normal eggs.

Naturally the problem of the development of enucleated eggs came up in connection with these experiments and several attempts were made to test it. On the assumption that the nucleus occupied a more or less eccentric position in the egg, or at least a definitely localized place the eggs were artificially divided soon after fertilization by cutting them into fragments with fine scalpels, or in some cases with needles. One could hardly fail to secure thereby numerous fragments which must be wholly free from any nuclear matter, tho the opacity of the eggs made it practically impossible to be certain of the absence of nuclear matter in any particular portion. The particles were in some cases isolated and in others they were allowed to remain among the other portions in the dishes where the experiments were performed. The subsequent development of many of these fragments in each case would seem to warrant the conclusion that enucleated fragments of the eggs of *Pennaria* are capable of definite development into normal embryos.

These experiments were also performed by Dr. S. J. Holmes, of the University of Michigan, and with similar results, as he subsequently informed me.

In the light of some suggestions made in a previous connection concerning an apparent fragmentation of the nucleus in these eggs, a condition which has been rather strongly indicated by similar conditions found in the eggs of *Eudendrium*, as well as by cases cited from other investigators, the question has arisen, whether in the present experiments the supposed enucleated fragments were really such, or whether on the assumption of the fragmentation of the nucleus, every portion of the egg, even its smallest fragment, did not really contain nuclear matter, and that in sufficient amount to secure the definite organization of the cytoplasm and to carry forward the development to a successful issue. Evidently no decisive conclusion can be drawn until farther experimens have been made, but in the light of the facts of nuclear behavior during the processes of matur-

ation, we may well doubt whether, in the present case, at least, our supposed enucleated fragments were such in fact. And if such a contingency be possible in the present instance may it not be true in other similar cases? Of course, in cases where the character and organization of the egg are such as to enable the experimenter to clearly remove the nucleus and thus exclude its possible relation to the subsequent development the above inference would not hold. And it might be urged that with one such unquestioned case in evidence, the more rational conclusion would be, in such instances as that under consideration, to ascribe to it similar causes and to make similar inferences. While such argumentation may seem fairly logical and satisfactory it should not be overlooked that from the known behavior of nuclear matter under other conditions and the importance of its rôle in the phenomena of cell physiology, we must allow to the previous suggestions at least a reasonable plausibility, and at least a suspended judgment until such time as farther evidence may warrant a different attitude.

VI. Ectosarcal Phenomena.

A feature more or less conspicuous during the earlier development of these eggs, and which is more or less definitely ectosarcal in character calls for consideration in this connection. While not a constant feature in all eggs, it is nevertheless so fairly prevalent as to constitute a more or less remarkable characteristic.

In general it is characterized by the occurrence of certain papilliform processes, projections or lobings of the superficial portion of the egg cytoplasm, remotely comparable with somewhat similar features in the egg of *Hydra*. Chiefly for convenience of description their more distinctive aspects may be discussed under the following heads, tho it should be understood from the outstart that they graduate more or less imperceptibly into each other.

1. Papillae.

These are for the most part small, knob-like projections at one or several portions of the egg, usually just prior to the superficial signs of cleavage, or very early in its progress. As a rule they are purely ectosarcal, tho at times they seem to involve the deeper portions of the cytoplasm as well. In character they are generally minute, spherical bodies, more or less refractile, sometimes resembl-

ing polar bodies, but wholly devoid of chromatin or other nuclear matter. As shown in Fig. 43, they may at times be confined within a delicate ectosarcal film which has something of a membranous character. These papillae may increase in number or size or in both; may be more or less transient, or may persist for several hours after which they are usually resorbed, or more rarely cast off entirely from the egg and thus lost. In their origin and formation they are often capricious and usually quite slow, so that it is like watching the movements of the hour-hand to distinguish their development, tho occasionally a relatively more rapid growth is noticeable, but I have not been able to distinguish even under the high powers of the microscope anything like currents of cytoplasm involved in their formation.

2. Threads.

These are very common and conform more nearly with such features in many other eggs. They usually appear as delicate filaments of ectosarc extending from one blastomere, or pseudopod-like process, to an adjoining one and would seem to serve as connecting, or binding structures uniting the several portions of the egg into an organized body. It may be doubtful, however, whether this alone fully explains them as they not unusually dissolve, or become discontinuous, and often are wholly resorbed, as are the former. In some cases several of these threads may form in close relation to each other and thus continue for some time, finally to disappear as before. Sometimes they become spun out into fibrillae of extreme fineness all but invisible under high powers, or on the other hand they may gradually assume a heavier and coarser aspect and broaden out into film-like structures.

3. Films, or Bridges.

Several of these structures are shown in the various figures, particularly such as 8, 9, 15, 16, 56, 57.

As will be seen, the second and third of these structures pass by insensible degrees into each other, and are probably but differing aspects of one and the same fundamental phenomenon. The latter usually appears during the very early cleavage phases and forms sheets of ectosarcal matter, more or less homogeneous in appearance, and usually very thin and delicate. It not unfrequently happens that from some apparently intrinsic, vital readjustments of the cytoplasm of these films small openings appear here and there,

which may enlarge, finally breaking through one edge of the film, or in other cases fusing again into a continuous sheet.

Concerning the significance of these films little can be said more than was suggested in connection with the former. That they may in some measure serve as bonds of connection, or »bridges«, through which matter may pass from one blastomere to another, or by means of which there is made possible a more intimate organic connection of the several blastomeres, may be highly probable. Whether this is their chief, or only function may be somewhat doubtful, since their absence, or at least small development in many, perhaps the majority of cases, would militate against this view. It should be noted that during later cleavage stages they are much less conspicuous, indeed apparently absent in many cases.

Phenomena of probably similar significance, at least in some degree, have been described by several investigators, notably by G. F. Andrews ('97), E. A. Andrews ('98a, '98b, '98c), Ziegler ('98), Wilson ('00). G. F. Andrews was among the first to describe these phenomena, which she designated as »Spinning Activities of Protoplasm in Starfish and *Echinus* Eggs«; and related to extremely tenuous, threadlike, or filose strands of protoplasm, apparently associated with the maturation and early development of the eggs of these animals.

Similar observations upon the same eggs were made later by E. A. Andrews, who also described similar phenomena ('98a), in connection with the eggs of *Cerebratulus*. These were followed by observations ('98b), on other »metazoan eggs«, and still later upon the eggs of *Hydra* (98c).

Ziegler ('98), described very similar phenomena in the eggs of *Beroe*. In 1900 C. B. Wilson confirmed and extended the observations of E. A. Andrews upon the eggs of *Cerebratulus*. In this case the phenomena were confined for the most part to the processes of maturation, involving chiefly the polar bodies, or portions of the egg in close proximity, and probably induced by the activities of these bodies. This observer also records papilliform processes as occurring at other portions of the egg, but chiefly on abnormal, or unripe eggs. These latter have some aspects in common with those of *Pennaria*, except that in the latter case they are not peculiar or common in unripe eggs, indeed quite otherwise, as a rule. Wilson regards these activities as essentially expressions of nuclear activity involving both the egg nucleus and polar bodies.

ANDREWS regards the phenomena as among the most characteristic and fundamental of protoplasmic activities, in some cases connecting the blastomeres and cells of larvae, and always serving to coordinate the activities of protoplasm and parts of the developing embryo, the latter being the significance ascribed to them when first described by G. F. ANDREWS.

Concerning the papillae it is difficult to offer any very satisfactory explanation. How they could serve in any way to coordinate the complex physiological changes which are involved in the egg during this period it is extremely difficult to imagine. If all were resorbed we might interpret their occurrence as external expressions of internal stress or tension associated with the cytoplasmic activities coincident with the process of fertilization. But it is not unusual to see these globules pinched off and entirely lost to the egg. However the fact of their occurrence in close relation to the processes of fertilization is strongly suggestive of some causal connection therewith. This is further indicated in the general fact of their replacement soon after cleavage is fairly begun by the films and threads previously considered, tho it should not be overlooked that they may occasionally persist for some time after cleavage has been under way. Figs. 43, 44, 56, 62, show outlines of these features in the egg before and during cleavage. In the latter case it will be seen that these papillae are confined chiefly to one pole of the egg, while in the other they occasionally form at various points on the surface, tho even in these cases their occurrence is more frequently restricted to a limited portion of the egg surface. In Fig. 43 is presented a sectional sketch showing the appearance of these papillae and their relation to the nuclear areas which will further support the inference of some causal relation between the two.

It has been mentioned in an earlier connection that the entrance of the sperm often seemed to incite a slight torsion of the egg surface, or a constriction at the point of entrance. While the opacity of the egg made impossible any direct observation of internal changes following the sperm entrance, a study of sections show that more or less profound changes are involved, such as condensations and vacuolations of the cytoplasm, and as suggested above it may not be improbable that these papillae are but external expressions of internal activities, as cytoplasmic currents, nuclear readjustments, or similar phenomena.

As is well known, cytoplasmic movements within the egg during

cleavage and differentiation have long been recognized and various explanations proposed, among the more suggestive of which, among earlier observers, are those of HERTWIG ('78), FOL ('79), MARK ('81), BÜTSCHLI ('94), WHITMAN ('87), referring to such phenomena as astral radiations, nuclear spindles, etc.

Among more recent investigations along these lines those of CONKLIN ('99, '02), LILLIE ('99, '01), and WILSON ('03), are noteworthy. CONKLIN has emphasized the importance of orderly movements in the protoplasm as a factor in differentiation in the egg of *Crepidula*, and LILLIE has likewise shown its relation to similar developmental features among lamellibranchs, and also to some extent in observation upon certain cleavage phenomena in the egg of *Chaetopterus*. WILSON has also discussed the same factor in his recent paper on »Experiments on Cleavage and Localization in the *Nemertine*-egg«. The very full discussion in details of the many recent observations along the same general lines renders unnecessary any extended account of the subject here.

Repeated examinations of the living egg of *Pennaria* under high powers failed to reveal the presence of definite cytoplasmic currents or similar movements. Nevertheless, it was possible to observe certain readjustments of matter about the nucleus, as also to a less extent in the formation of the ectosarcal characters noted above. Moreover, a study of sections of many eggs during the early phases of development afforded undoubted evidence of just such readjustments as would be involved in slow currents in a viscid liquid. An inspection of several of the figures previously cited as to ectosarcal and nuclear phenomena will clearly show these conditions. Fig. 70, which is a camera sketch of an egg during later development will also strongly suggest such a view.

Not only in these aspects, but in the more or less constant flattening of the egg during cleavage, as is clearly shown in many of the figures, including the evident amoeboid tendencies, there is more or less conclusive evidence of a condition suggesting the operation of some force like extremely slow motion of a viscous body under the influence of gravity.

The conditions presented however, are but expressions of still more fundamental and profound intrinsic changes within the cytoplasm itself. Whether these be chemotactic, as CONKLIN has suggested, or whether of some source of energy, the nature of which we are as yet in absolute ignorance, it is impossible to say.

VII. Cleavage.

1. Early phases.

Cleavage is total, and at completion there is formed an ovoid embryo composed of a solid mass of cells of fairly equal size, constituting a morula, a sectional view of which is shown at Fig. 72 Plate XXVIII. Between the extremes of the embryonic history from the early cleavage to the formation of the morula are to be found the most erratic and anomalous exhibitions of developmental phenomena which have ever come to my knowledge, if indeed its counterpart has hitherto been known. It is not strange that with the mental pictures of such steady-going exhibitions as are found in the development of annelids, molluscs, etc., one should regard such monstrosities as are very inadequately represented in the various figures illustrating this paper as abnormal to the degree of being pathologic! And thus it seemed to me when first observed; and as pointed out in the earlier paper, the first batch of eggs were discarded as having »gone bad«. Such was also the verdict of several critical observers to whose attention they were called somewhat later, notwithstanding the fact that in the meantime there had been obtained several series of normal embryos as evidence of the normal nature of the development.

Since the publication of the earlier account I have taken occasion to reexamine the entire history of these eggs from their discharge by the medusa through the subsequent phases of development to the perfect polyp stage and am prepared to reaffirm every point advanced at that time and to furthermore insist upon the perfectly normal character of the development, — normal for this animal. As the warrant for this somewhat dogmatic attitude I may cite the fact of eggs found in the early stages of cleavage in the open harbor during the collection of material. This would certainly preclude the possibility of any osmotic, or other such extraneous influences as might become operative under the artificial conditions of the aquarium or laboratory. Moreover, it could hardly be possible that during a series of observations extending over at least three seasons the same phenomena should continually predominate unless more or less normal and constitutional.

Furthermore, additional experiments as to the influence of temperature go to show that while it may accelerate or retard the rate of development it has no perceptible effects on its superfical aspects or fundamental character.

While experimental work in this connection on artificial parthenogenesis was not out of my thought, the difficulty of obtaining eggs in sufficient numbers for such observations precluded any attempt beyond a few simple experiments as to the effects of osmotic, or similar processes, the results of which were chiefly negative. It may be assumed, I believe, that whatever, of osmotic or other mechanical influences, might be involved they must be of only incidental or secondary importance, and in nowise disturb the general course of events.

In the earlier phases of cleavage there may be frequently exhibited more or less of regularity, especially during the first two or three cleavages. Following these it is however, difficult to distinguish the least trace of order or symmetry. While it may be possible to recognize something of general correspondence in the phases seen in a series of eggs, it would only be such as one might recognize in the phases exhibited by a series of amoebae of the same species during the course of an hour's activities. A comparison of the figures of the several plates will abundantly justify this statement. As a matter of fact these eggs during certain phases of development assumed shapes more or less comparable to amoebae, and were it important to establish a distinctive type of cleavage as characteristic of such eggs no more appropriate term than amoeboid could be proposed for it.

So far as I am aware nothing quite comparable with such a type has been hitherto described. METSCHNIKOFF ('86), has observed certain erratic features in the development of *Ratkea* and *Oceania*, but they differ in many points from that under consideration. WILSON ('84), has also recorded a considerable range of variation in the cleavage of *Renilla*, but was able to reduce it to some few predominant types. This it has been utterly impossible to do in the case of *Pennaria*, beyond the first few cleavages, as already pointed out. For these early phases there seem to be some two or three rather predominant features which it may be well to distinguish in this connection. First, what may be designated as a centripetal type, in which the direction of the first two or three cleavage furrows are toward the center of the egg, as shown in Figs. 22—26. Second, a type directly the opposite of the first, in which following the first cleavage the direction of the succeeding furrows was outward, or centrifugal, as shown in Figs. 8—9, 28.

Occasionally it was possible to distinguish a third tendency toward a rather vertical cleavage, tho of a very indefinite character, as seen in Figs. 37 and 38.

Associated with these irregularities and adding in many cases to the anomalous and bizarre aspects of the eggs were the various ectosarcal features to which reference has been made in another connection. Except in some few cases no attempt has been made to represent these in the surface drawings of entire eggs. In Figs. 4, 15, 44 something of their optical aspects are shown.

It is not impossible that something of all these various irregularities may be due to the membraneless character of the eggs, tho I am inclined to ascribe it chiefly to an intrinsic amoeboid property of the protoplasm of the egg, a condition not lacking in other coelenterate eggs, notably those of *Hydra*. This condition during the early growth of the egg has already been referred to.

2. External aspects.

While in general an examination of the figures of the several plates will afford in some respects a more graphic conception of the superficial phenomena of cleavage than is possible from verbal description, still the latter cannot be wholly dispensed with, and the following descriptive notes may at least amplify and otherwise elucidate the features portrayed in the drawings, all of which were made from life by means of the camera lucida, including also the outline sketches of the text.

In Figs. 1—6 are shown a somewhat typical series of phases exhibited by an egg during early cleavage. Figs. 1—3 show traces of what might be called a cell lineage as far as the four cell stage, but this disappears in the following figures. This is also seen and may be traced somewhat more clearly in Figs. 7—11, but it is lost in Figs. 12 and 13.

On Plates XXIV, XXV, the figures show a somewhat more erratic aspect of the same general features. In Fig. 41, are seen the four cells, *A* to *D*, while in the following may be seen the next distinctive aspect, *B* and *D* have divided, the latter twice and almost equally, while *B* shows an indefinite cleavage. *A* and *C* remain unchanged. Beyond these features all lineal relations were lost as in the previously cited cases. An extremely erratic condition is shown in Figs. 14 and 15. As will be seen the pseudopodia-like blastomeres are almost wholly isolated from each other save for the bridge-like connectives of ectosarc. In Fig. 16 is seen an outline sketch of a section through an egg of similar aspects, tho of a later stage of cleavage. This will clearly show that such features are not merely

amoeboid conditions of the surface protoplasm, but that they are actual expressions of internal cytological changes, involving nuclei as well as cytoplasm.

It not unfrequently happens that during the progress of cleavage, chiefly during its earlier stages, openings appear between the cells as shown in Figs. 57, 59, 60. These as frequently disappear, of course, and shade more or less gradually from one condition to the other, as the phantom blastomeres tumble promiscuously over each other in their multiform displacements and readjustments.

In other cases quite late in development, indeed with the approximate completion of cleavage, the embryo often assumes a dumbbell shaped aspect closely resembling the egg in its two cell condition and impossible to distinguish from it except upon microscopic examination, in which condition it remains for considerable time, finally assuming the typical ovoid morula condition. Fig. 19 shows one of these specimens.

In the earlier paper attention was directed to the origin of two larvae from a single egg by spontaneous division at some period during cleavage. It would seem not improbable that it arises by such a constriction as here described passing on to complete fission. But whether produced by a fission at this time or some other, the fact of its occurrence is beyond doubt.

Attention was also called in the former account to another somewhat anomalous feature of cleavage, namely, the practically independent cleavage of the two halves of the egg following the first cleavage. It is unnecessary to reproduce the figure of this feature. In its place, and illustrating the same general aspect, is Fig. 16 showing the practically independent cleavage of a single portion of the egg connected to the main body by a narrow strand of protoplasm, and also the gradual cleavage of the larger mass from one side.

Other equally grotesque features were numerous enough, but those already cited will suffice to emphasize what was said in the opening paragraph of this section of our subject as to the anomalous aspects of the entire course of development.

3. Internal aspects.

Among the most significant of internal features, and naturally one first encountered in a study of sections for evidences of fertilization or very early cleavage conditions, is the fact that nuclear

activity tends constantly to outrun that of the egg cytoplasm. This is well shown in Fig. 43, representing a stage just prior to the beginning of cleavage. Not to dwell upon the papilliform pellicles to which attention has already been directed, we notice the occurrence in the section of some five nuclear centers, four in the resting condition, the other in process of mitosis. A similar condition may also be seen by consulting various figures of the plates. As may be inferred from this putting of the case such a condition is not only not rare, but seems to be the rule. It is hardly possible to examine a series of sections of any fertilized egg which has approached the prophase of cleavage in which these conditions are not more or less evident. It would seem therefore that we have in *Pennaria* a condition not unlike certain found by WILSON in *Renilla*, and long known among crustacea, insects, etc. HICKSON ('93), has described a like condition in the development of *Distichopora*, and I have described in a forthcoming paper, the same condition in the development of *Eudendrium*.

It would seem therefore that we have here a case in which, as in others well known, there has been for some reason a break in the consonance or rhythm of the nucleus and cytoplasm, — that in some way not well understood, these cell organs have become measureably independent in their functional activities. Or should it prove true that there may occur such a condition as nuclear fragmentation and dispersal thru the cytoplasm, followed by a subsequent reorganization, as has been claimed by well known investigators, and as I have suggested in a previous section of this paper and in the paper on *Eudendrium*, we may have this as an explanation of the condition under consideration. Of the facts there can hardly be serious question. Whether their interpretation may be found in one or other of the methods suggested, or in some wholly different way, remains to be seen.

It should not be overlooked that this lack of synchronism in the activities of nuclei and cytoplasm continues in many cases throughout the entire history of development. In Fig. 45, which presents a later condition than that just previously cited there is shown unmistakeably the same condition, several nuclei appearing in a single blastomere, and within the limits of the same section. The same condition is likewise shown in Fig. 46. In Fig. 71 is shown a section through an egg at a comparatively late stage of development, indeed at approximately the completion of cleavage, the primitive ectoblast being

fairly well differentiated over a considerable portion of the embryo, yet essentially the same features are exhibited as in the former figures. It may not be amiss to state that in none of these internal cellular bodies is there any cell membrane present. The limiting line in the figure serving only to indicate the more or less indefinite outlines of the several cells.

Again, it not unfrequently happens that eggs which during early development have shown a fairly regular and equal cleavage later show the same derangement of rhythm just referred to, the nuclei proliferating with great rapidity without any corresponding activities on the part of the cytoplasm. Indeed during later cleavage, and particularly after the assumption of the so-called morula condition, development seems to consist chiefly of nuclear proliferation associated with a coincident segregation of cytoplasm about each nucleus, which seems to act as a focal, or organizing center about which there occurs a sort of organic crystallization process. A study of the several figures cited in the preceding paragraph, together with others of the sectional series can hardly fail so suggest some such interpretation as that here proposed.

VIII. Comparisons.

Not a few of the features shown in the development of this embryo present more or less striking resemblances to those described by Lillie, in the paper already cited, and but for the unmistakeable evidences of segmentation exhibited during the earlier stages of development one might almost adopt Lillie's caption, »Differentiation without Cleavage«, as a fit designation of the phenomena.

Indeed as one works through the history of development as found in these eggs the entire flood of experimental observations which have been made upon cytology, from the classic and brilliant results obtained by the Hertwig brothers ('87), on to the present time, seems to sweep in upon the vision. The effects of various narcotics, salts, mechanical, thermal and other extraneous agents are too well known to call for more than passing notice. Loeb ('96), Norman ('96), Ziegler ('98), Morgan ('99), and a host of others have made noteworthy contributions along this line which have brought to light unthought of factors in developmental mechanics, as well as rendered obsolete others which had long been thought to be fundamental.

In his recent »Experimental Studies in Cytology« Wilson, ('01),

has cited results, some of which have a more or less striking significance in comparison with the phenomena here under review. Under the head of »nuclear division unaccompanied by cytoplasmic cleavage« WILSON describes and figures conditions and features almost identical with many among the foregoing. The »dumb-bell-shaped« areas have something of a counterpart in similar figures previously cited, and the syncytial conditions found in several cases have much in common with those herein described, and with many known to exist among coelenterates.

Under the caption »progressive division of the centrosome without the multiplication of nuclei« he also describes the formation of »nucleus-nests«, a condition apparently analogous with similar nuclear conditions which I have described in the preceding pages.

The migration of nuclei toward the periphery of the egg, to cite another of WILSON's observations, is strikingly similar to that occurring in the eggs of many arthropods, and even more closely like those which I have described in the development of *Eudendrium*.

These comparisons might be extended still farther, and in many equally striking details, but the foregoing are sufficient to illustrate the general fact of the remarkable analogies afforded by many of these artificially obtained results as compared with those occurring in the natural development of not a few organisms belonging to these lower classes.

In reflecting upon such comparisons one is tempted to raise the question as to whether the analogies, so-called, may not be more correctly designated as homologies? If we are justified in regarding as homologous the remarkable resemblances discernible in the cell lineage of annelids, molluscs, etc., why not with equal justification so consider the almost equally striking resemblances exhibited by various eggs developing under the influences of changed conditions, or artificial agencies?

On the assumption that during the course of evolution embryological factors have been more or less profoundly modified to meet the constantly changing conditions of development, and that under special and crucial exigencies unusual adaptations may have arisen in the life history of certain forms, we might naturally expect to find occasional exhibitions of such embryogenic features. And such facts are indeed well known. In a recent paper on »Adaptation in Cleavage« LILLIE (op. cit.), has ably shown that just such embryonic adaptations manifest themselves, even in early cleavage. May it not

have come to pass that at various points in embryonic evolution certain of the highly complex cytologic mechanisms have been gradually acquired to meet new conditions in embryogeny? It may be safely assumed that primitive protoplasm, or even primordial cells, did not possess such complicated structures as spindles, chromosomes, centrosomes, asters, etc. It may fairly be questioned whether among the simpler Protozoa or even among all tissues of certain higher classes these structures are essential, or invariable factors.

If, therefore, these assumptions and inferences are granted the further question arises, namely, whether the foregoing cytologic analogies, or possibly homologies, which have been passed in review, may not in reality be cytogenic recapitulations, so to speak, rather than freaks or abnormalities, as we have been wont to consider them? Of course, the question must, for the present at least, remain an open one. Only after long continued observation and experiments can we hope for a solution. When we remind ourselves, however, that in the outcome of these so-called abnormal processes of development normal embryos are obtained, and that apparently end-results of artificial methods in embryogeny are in many cases indistinguishable from those herein described, as well as in many others too well known to call for special mention at this time, which are confessedly normal at every step, the above queries and suggestions are really less preposterous or radical than might at first seem.

Of the facts involved there can hardly be serious doubt. Whether the interpretations proposed, or the inferences drawn, are justified or may prove acceptible may be quite a different matter. This is however, of less consequence than a clear appreciation of the facts themselves, which if accepted at their face value cannot be disregarded when the conditions justify a final attempt to formulate a general law of embryogeny.

IX. Ectoderm Formation.

In organisms having a fairly symmetrical and typical cleavage the problem of the formation of the ectoderm is comparatively simple. If the product of cleavage results in either blastophere or morula the peripheral cells are already in position and to some extent have the form of specific ectoderm. Where the segmentation is more or less unequal and the micromeres increase rapidly, overgrowing the macromeres, the ectoderm arises by the process known as epibole.

In the case of *Pennaria* while there may be something in common with each of these processes in certain cases yet in many, probably most, there is little peculiar to either. In Fig. 72 may be seen in actual section an egg in which cleavage is approaching completion, tho with several macromeres yet unsegmented. These lie in part within the egg and in part at the periphery, while patches of fairly well-developed ectoderm are already established. With the progress of segmentation these macromeres are finally reduced to series of cells of symmetrical size, and during the process the further development of the ectoderm has gone forward at a corresponding rate, forming as shown in Fig. 73, a continuous peripheral layer over the entire embryo. It will only be necessary to glance at sectional figures of varying stages to perceive that the ectoderm is formed by a graduated process of cell differentiation and not by any direct derivation from cells of any specific character. The completion of the ectoderm may take place in many cases before that of the final resolution of the internal cells into a mass of uniform size, such as shown in Fig. 73. Indeed several hours may be involved in the process of this internal cell proliferation, often from six to ten, during which the only external evidence of the process is that of the gradual assumption of the pyriform shape characteristic of the planula.

During this time the cells of the ectoderm have taken on the more or less columnal form, later acquire cilia, and the hitherto quiescent embryo becomes a free-swimming planula, in which condition it continues for from four to ten days, the time varying as conditions may be more or less favorable.

It is no part of the present paper to follow the later details of ectodermal differentiation, such as the interstitial cells, cnidoblasts, etc. I may however merely note the fact that the mucus, or gland-cells, which constitute so remarkable a feature of the ectoderm of *Eudendrium* as this stage, are quite insignificant both as to number and size in the present planula.

X. Entoderm Formation.

In this phase of development *Pennaria* seems hardly less anomalous than in several of the preceding. It has generally been contended that among Hydromedusae the origin of the entoderm takes place through some two or three distinctive modes, namely, — First, Delamination, or a process of direct division of the early blasto-

meres of the embryo in a plane more or less parallel with the surface, or in some cases a cleavage of the cells of the primitive ectoderm of the blastula in a similar plane, these inner cells by subsequent division giving rise directly to the entoderm.

Second, multipolar ingression of certain primitive ectoderm cells bodily into the cavity of the blastula, where they followed a process of direct entoderm formation as in the first case.

Third, unipolar ingression, or hypotrope, as designated by METSCHNIKOFF ('86, p. 70), in which there occurs a similar ingression as in the former case, but limited to a single pole of the blastula or planula. The same author has also designated several intermediate processes, such as primary, secondary, and mixed delamination. When, however, one undertakes to apply these distinctions in concrete cases it soon becomes more or less evident that at best they are chiefly conveniences for descriptive purposes and have little distinctive value as specific, or differential processes. Thus in such a case as that of *Pennaria*, for example, while certain embryos might seem to conform to one, and others to another of these modes of entoderm formation there are so large a number which conform to neither, but are unaccountably erratic from first to last, that to undertake to formulate any one, or even several, specific modes of formation would be as impossible as it would seem to be unnecessary. From a somewhat extended personal examination of cleavage among tubularian Hydromedusae, as well as in review of the more accessible literature of the subject it becomes more and more evident to my own mind that no one, or even several, specific modes of entoderm formation can be made to cover all cases.

In a forthcoming paper on the development of *Eudendrium* I have called attention to similar conditions, and likewise pointed out similar difficulties in the way of any specific mode of formation of the germ layers. Indeed in both *Eudendrium* and *Pennaria*, not to mention other cases, cleavage would seem to result primarily in the formation of a more or less characteristic syncytium, the subsequent development of the germ layers taking place by a gradual differentiation of the syncytial elements, first and naturally the ectoderm, and later, often very much later, the entoderm. In both these species a definite differentiation of entoderm is delayed till almost the period of metamorphosis, or during the entire planular history. In the meantime there has occurred a gradual reduction of many of the syncytial elements to a granular mass, including of course deutoplasmic

granules, which serve as food during the larval period while the planula is entirely devoid of mouth or other means of taking food from without.

XI. Summary.

1) The eggs of *Pennaria tiarella* and *P. cavolini* arise in the ectoderm of the manubrium; they grow by the absorption of their fellows, those of *P. tiarella* engulfing them entire, while those of *P. cavolini* seem to dissolve them and absorb their contents in liquid form.

2) About the period of maturation the nucleus migrates to the outer periphery of the egg, the nuclear membrane dissolves, the chromatin seems to disintegrate and the entire nucleus is apparently dispersed throughout the cytoplasm. At any rate, its elements lose entirely their distinctive chromatophilous property, and remain for some time in this condition. Details of fertilization have not been determined.

3) Cleavage is total, but extremely irregular and erratic, hardly any two eggs showing closely similar phases beyond the first few.

4) About the period of fertilization and during early cleavage many eggs exhibit most interesting ectosarcal phenomena in the form of papillae, strands, etc.

5) During late cleavage the embryo often exhibits the aspects of a syncytium, internal nuclear proliferation going forward without definite cellular organization.

6) Entoderm formation follows none of the stereotyped forms, such as delamination, polar ingression, etc. It arises somewhat late in the planular life by a gradual differentiation of the indifferent entodermal cell mass.

7) Experiments upon egg fragments showed them quite capable of independent development, apparently whether nucleated or otherwise. Development of fragments was apparently normal in all respects, correspondingly small polyps resulting, tho with all the characters of ordinary polyps.

8) During early development the eggs often exhibit nuclear phenomena remarkably similar to well-known conditions induced by the action of narcotics, various salt solutions, etc.

Syracuse University, March 28, 1904.

XII. Zusammenfassung.

1) Die Eier der *Pennaria tiarella* und *P. cavolini* entstehen in dem Ektoderm des Magens und wachsen durch das Einsaugen ihrer Gefährten. *P. tiarella* verschlingt sie vollständig, während *P. cavolini* sie aufzulösen und ihren Inhalt in der Form von Flüssigkeit einzusaugen scheinen.

2) Um die Zeit des Reifens wandert der Kern zu dem äußeren Rande des Eies, die Kernmembran löst sich auf, das Chromatin scheint sich aufzulösen, und der ganze Kern ist überall durch das Cytoplasma zerstreut. Wenigstens verlieren seine Elemente vollständig ihre Eigentümlichkeit sich stark zu färben und verhalten sich eine Zeitlang in dieser Weise. Das Detail der Befruchtung ist nicht bestimmt worden.

3) Die Furchung ist total, aber sehr unregelmäßig, ja regellos; wenige Eier zeigen ähnliche Phasen nach der ersten Furchung.

4) Um die Zeit der Befruchtung und während der frühen Furchung zeigen manche Eier sehr interessante ektosarcale Phänomene, so Papillen, Fäden usw.

5) In der späten Furchung zeigt der Embryo oft den Anblick des Syncytiums. Die Vermehrung der Kerne geht ohne bestimmte zellige Organisation vorwärts.

6) Die Entodermbildung folgt keiner der stereotypen Arten wie Delamination usw. Das Entoderm entsteht etwas später, in dem Leben der Planula durch eine stufenweise Differentiation der indifferenten entodermalen Zellmasse.

7) Die Experimente mit Fragmenten der Eier zeigten, daß sie der unabhängigen Entwicklung fähig seien, scheinbar kernlos oder nicht. Die Entwicklung der Fragmente scheint in jeder Beziehung normal zu sein, entsprechende kleine Polypen entstehen, und zwar mit all den Charakteristiken der gewöhnlichen Polypen.

8) Während der frühen Entwicklung zeigen oft die Eier Kern-Phänomene, welche außerordentlich ähnlich denen sind, wie sie unter den wohlbekannten Bedingungen der Wirkung von Narcoticis und verschiedenen Salzlösungen usw. entstehen.

XIII. Literature cited.

ALLEN, C. M., '00, The Development of Tubularia crocea. Am. Nat. XXXIV.

ANDREWS, E. A., '98a, Activities of Polar Bodies of Cerebratulus. Archiv f. Entw.-Mech. VI.

—— '98b, Ectosarcal Phenomena in the Eggs of Hydra. Johns Hopkins Univ. Circulars. Nov. 1898.

—— '98c, Filose Activities of Metazoan Eggs. Zool. Bull. II.

ANDREWS, G. F., '97, Some Spinning Activities of Protoplasm in Starfish and Echinus Eggs. Journ. of Morphol. XII.

BÜTSCHLI, O., '92, Untersuchungen über microscopische Schäume und des Protoplasma. Leipzig.

CAVOLINI, FILLIPO, 1785, Memorie de Polipi Marini. Napoli.

COE, W. R., '98, Maturation and Early Development of Cerebratulus. Zool. Jahrb. XII.

CONKLIN, E. G., '99, Protoplasmic Movement as a Factor of Differentiation. Biological Lects., Woods Holl.

Conklin, E. G., '02, Karyokinesis and Cytokinesis in the Maturation, Fertilization and Cleavage of Crepidula and other Gasteropoda. Journ. Acad. Nat. Sci. Philad. XII.

Doflein, F. J., '96, Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62.

Fol, H., '79, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'henoogenie chez divers animaux. Mém. Soc. de Phys. et Hist. Nat. Genève. XXVI.

Hargitt, C. W., '00, The Natural History and Development of Pennaria tiarella McCr. Am. Nat. XXXIV.

—— '04, The Early Development of Eudendrium. (In Press.) Zool. Jahrb.

Hertwig, O. u. R., '87, Über die Befruchtung und Theilung des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena.

—— '78, Der Organismus der Medusen. Jena.

—— O., '78, Beitrag zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrb. IV.

—— O., '93, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.

Hickson, S. J., '93, Early Development of Distichopora. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XXXV.

Kingsley, J. S., '92, The Embryology of Limulus. Journ. Morph. VII.

v. Koch, G., '87, Die Gorgoniden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora, Mon. XV.

Lillie, F. R., '99, Adaptation in Cleavage. Biol. Lects., Woods Holl.

—— '01, The Organization of the Egg of Unio. Journ. of Morph. Vol. XVII.

—— '02, Differentiation Without Cleavage. Archiv f. Entw.-Mech. XIV.

Loeb, J., '94, Some Principles of Physiological Morphology. Biol. Lectures Woods Holl.

—— '96, Über Kerntheilung ohne Zelltheilung. Archiv f. Entw.-Mech. II.

—— '99, Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert. Archiv f. Entw.-Mech. VIII.

—— '99, On the Nature and Process of Fertilization. Amer. Journ. Physiology. Vol. III.

Mark, E. L., '81, Maturation and Segmentation of Limax. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambr. VI.

May, A. J., '03, The Morphology of Corymorpha. Am. Nat. XXXVII.

Mayer, Paul, '77, Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jenaische Zeitschrift. XI.

Metschnikoff, E., '86, Embryologische Studien an Medusen. Wien.

Morgan, T. H., '99, The Action of Salt solutions on Fertilized and Unfertilized Eggs of Arbacia. Archiv f. Entw.-Mech. VIII.

—— '00, Further Studies on the Action of Salt solutions and other Agents on the Eggs of Arbacia. Ibid. X.

Norman, W. W., '96, Segmentation of the Nucleus without Segmentation of the Protoplasm. Archiv f. Entw.-Mech. III.

Smallwood, W. M., '99, The Morphology of Pennaria tiarella. Am. Nat. XXXIII.

Wilson, C. B., '00, Early Development of Cerebratulus luteus. Quart. Journ. Micr. Sci. XLIII.

Wilson, E. B., '82, Variation in Yolk Cleavage in Renilla. Zool. Anz.

—— '84, The Development of Renilla. Phil. Trans. London.

—— '00, The Cell in Development and Inheritance. New York.

—— '01, Experimental Studies in Cytology. Archiv f. Entw.-Mech XIII.

Wilson, E. B., '03, Experiments on Cleavage and Localization of the Nemertine-Egg. Archiv f. Entw.-Mech. XVI.

Whitman, C. O., '87, The Kinetic Phenomena of the Egg During Maturation and Fecundation. Journ. of Morphol. Vol. I.

Ziegler, E., '98, Experimentelle Studien über die Zelltheilung. Archiv f. Entw.-Mech. VII.

—— '98, Ibid. III. Die Furchungszellen von Beroe ovata. Archiv f. Entw.-Mech. VII.

XIV. Explanation of the Figures.

Plate XXIV.

Figs. 1—6. Outline camera sketches of a single egg in cleavage, at intervals of 10 minutes. From life.

Figs. 7—13. Camera sketches, from life, of an egg showing fairly regular cleavage during earlier phases.

Figs. 14 and 15. Camera sketches from life of a very erratic cleavage.

Fig. 16. An egg in which a small portion *a*, segmented in apparent independence of the larger mass *b*, both portions later fusing into a single embryo.

Figs. 17 and 18. Two sections number 6 and 9 of a series of an egg, in which are shown the distinctively cellular character of the pseudopodia-like lobes. Internal cell-limits are devoid of membranes, the cytoplasm segregated in irregular cellular form about each nucleus.

Fig. 19. Section of a dumb-bell shaped egg, which before cutting had appearance of an egg in the two cell stage.

Plate XXV.

Figs. 20—26. Early cleavage phases of a single egg, drawn with camera from life. Figs. 22, 23, 25, showing aspects of centripetal cleavage. Figs. 24—26, with prominent ectosarcal bridge, or connective, at *c*.

Figs. 27—34. Cleavage phases of an egg drawn as before. Fig. 28 showing centrifugal cleavage. Figs. 29—32 showing connective ectosarcal strands.

Figs. 35—40. An egg showing irregular cleavage, limited largely to one pole. This egg is one of very few showing polar bodies during cleavage.

Plate XXVI.

Figs. 41 and 42. Two phases in a somewhat erratic cleavage. In the first is shown an irregular four-cell stage, the blastomeres *A B C D* arising directly from a typical two-cell stage. In Fig. 42 is shown the blastomeres *A* and *C* still undivided, while both *C* and *D* continue to divide irregularly.

Fig. 43. Section of an egg just prior to the beginning of cleavage, with ectosarcal papillae at one pole, near which may also be seen five nuclei. Fig. 43*a*. Section of similar egg showing cleavage beginning at one pole and gradually extending.

Fig. 44. Section of an egg during early cleavage, showing at one pole numerous papillae.

Fig. 45. Section of an egg during early cleavage, showing in several of the cells multinuclear conditions.

Fig. 46. Section of another egg at a similar stage, showing likewise multinucleate cells. At *a* is shown a nest or chain of nuclear vesicles.

Fig. 47. Small segment of a section, drawn under Zeiss apochromat 2 mm showing apparently a maturation phase. The vacuolated condition of the cytoplasm in the area is quite evident, as is also the more homogeneous nuclear area near by.

Fig. 48. Small segment of another section of still another egg, drawn as before, in which are shown several nuclei in various conditions. Cf. the text, p. 462.

Figs. 49 and 50. Segments of similar sections of two other eggs exhibiting still other nuclear conditions. Cf. text, pp. 462, 463, 465.

Plate XXVII.

Figs. 51—61. Cleavage phases of a single egg, drawn from life, at intervals of from 5 to 10 minutes. Figs. 51—56 show the presence of papillae and strands, Figs. 56, 57, 60 show the flat, bridge-like films.

Plate XXVIII.

Fig. 62. An egg artificially divided in the two-cell stage, both blastomeres going forward in development without apparent interruption.

Figs. 63—69. Phases exhibited by blastomere *A* of last in progress of development.

Fig. 70. Section of an egg showing amoeboid aspects of form, and the internal conditions of nuclei and cytoplasm syncytium, indicative of the presence of currents or cytoplasmic movements.

Fig. 71. Section of an egg during late cleavage. Primitive ectoderm at *ec*.

Fig. 72. Solid embryo at completion of cleavage. *ec* the primitive ectoderm, *en* the entodermal mass.

Owing to the extremely irregular and inconstant shape of the eggs during cleavage no special attempt has been made to give exact measurements of magnification in sketches, except as specified in particular cases.

Results of Injuries to the Blastopore Region of the Frog's Embryo.

By

Anne Hampton Todd.

With Plates XXIX and XXX and 20 figures in text.

Eingegangen am 25. April 1904.

The principal object of the following experiments was to determine to what extent a known injury to the frog's egg causes it to depart from the normal course of its development and how, after recovery from the effect of the injury, the return to the normal form is accomplished. The experiments were made on the egg of *Rana palustris* and consisted mainly in injuring definite regions along the blastoporic rim and noting the effect on the subsequent development. A number of recent workers have assumed that no conclusion in regard to normal development can be drawn from the results of experiments that injure the egg and it was the purpose of my work to examine more carefully the pretensions of this point of view.

The operation was carried out by puncturing the dorsal lip of the early gastrula. The cells of the lip are killed; but when the needle is heated enough to destroy the lip, so much of the surrounding tissue is also injured that development is much retarded and is often prevented altogether. Eggs treated in such a manner rarely lived. I therefore found it more expedient to remove the dorsal lip with a fine cold needle or with very small scissors. In order to watch the eggs more closely I placed them in watch crystals which I had previously lined with paraffine, fastened each separate egg by its membrane with spun glass or needles, and marked its orientation on the paraffine. In this way I could follow more accurately the formation of the blastopore and the development of the

embryo. The eggs were preserved in 3% solution of formaldehyde and the sections were stained with borax carmine and Lyons blue.

The work was carried on in the laboratory of Bryn Mawr College under the direction of Prof. T. H. Morgan to whom I wish to express my gratitude for his assistance and criticism.

The experiments will be considered under four heads. In the first set the dorsal lip of the blastopore was destroyed in order to determine its importance in the formation and closure of the rest of the blastopore and in the subsequent formation of the embryo. In the second set the eggs were punctured in the equatorial region at graded distances from the dorsal lip, in order to determine whether the active growing area was or was not confined to the region immediately surrounding the dorsal lip. In the third set I produced a small exovate in the centre of the yolk, after the blastopore had become circular, in order to determine whether the blastopore in its later stages was formed by an equal or unequal growth of ventral, lateral and dorsal lips. And in the last set of experiments I destroyed the left half of the dorsal lip to see if the other, the right half, would then produce more than half an embryo. Morgan had found that eggs, which had been kept in a centrifugal machine for several hours, often showed on one side a development of more than half an embryo; and as I had occasionally found that the destruction of the whole dorsal lip leads to the production of similar embryos I hoped by removing the left side of the dorsal lip to cause the right side to develop more than half an embryo.

Experiment I.

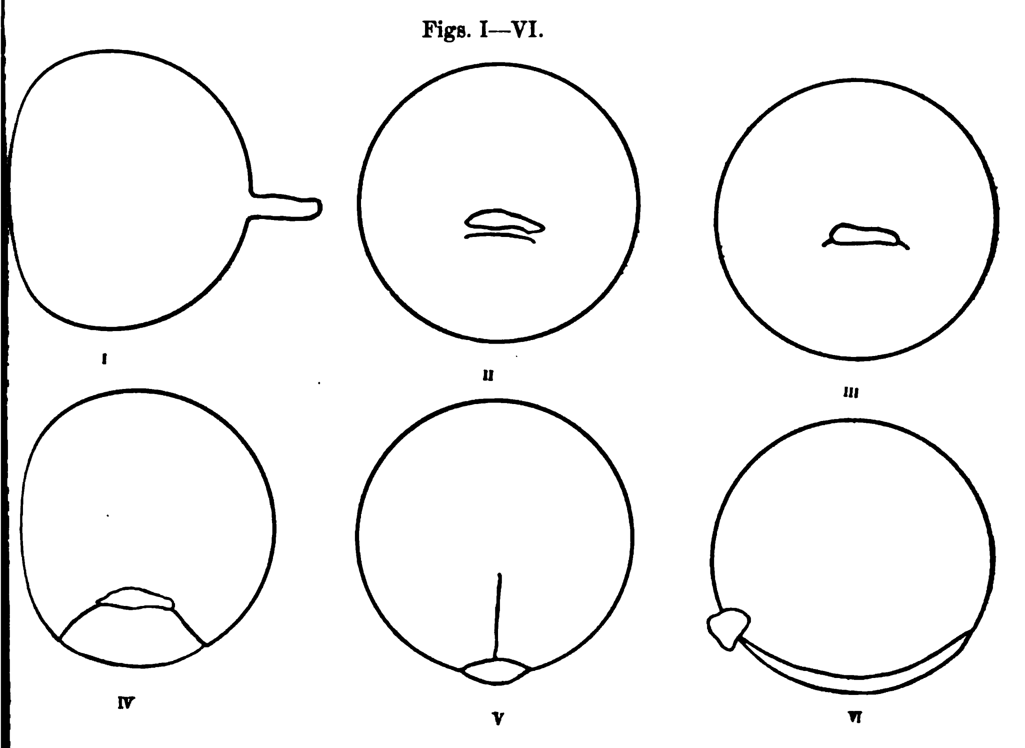
The dorsal lip of the blastopore was stuck with a cold needle, and as the needle was withdrawn the material of the dorsal lip was extruded as an exovate. According to the size of the exovate thus formed the subsequent development is affected.

A. Method of blastopore closure.

From one to four hours after the operation, the pigment in the cells spreads further and further down, though as yet no definite blastopore rim is formed, and the proportion of light cells to dark steadily decreases. When the blastopore rim reappears it forms lower on the yolk surface and the exovate has been carried down with it; just how I do not at present understand. If the injury to the egg

has been slight the ectoderm at either side grows over the region of injury, i. e. over the slight protrusion caused by the injury, and the line of meeting of the ectoderm (Fig. V) is marked on the surface by a seam. The seam increases in length as the blastopore closes. The extent that the blastopore has travelled is thus marked on the surface and the region overgrown by the dorsal lip is shorter in the injured than in the normal egg. The new dorsal lip forms lower on the yolk hemisphere and the blastopore closes just beyond the lower

Figs. I—VI.



pole. Consequently when the embryo forms it is shorter and its ventral aspect is disproportionately large.

In other eggs (Fig. II) a new dorsal lip may form below the exovate and lower than the original lip. The lateral and ventral lips, in such cases, grow down normally and the blastopore closes. The exovate is soon detached. Normal embryos result.

The exovate in other eggs (Figs. III and IV) is carried over the yolk surface as the lateral lips are moving towards each other, and prevents the blastopore from closing entirely. The exovate is never a fixed point. By actual observation its progress can be studied.

If the exovate is large the blastopore never closes completely. At times, instead of closing in from all sides either the lateral lips move faster or the ventral lip is held back, and a very long narrow yolk plug is formed (Fig. VI). The medullary folds appear along its margin. Such an embryo soon dies.

The blastopore may progress over the yolk surface in any one of these ways. By the temporary destruction of the dorsal lip its progress is arrested and consequently the dorsal lip never travels as far as in the normal egg, i. e. the blastopore is reduced by a nearly equal growth of dorsal, ventral and lateral lips and closes in the median yolk region. To this extent the injured egg differs from the normal egg.

B. The notochord.

The destruction of the dorsal lip delays or even prevents the growing together of the lateral lips, and in consequence the union of the material from the sides out of which the notochord is formed. In the normal egg the notochord appears about the time the medullary folds are beginning to roll in. On the other hand, in those eggs in which the dorsal lip is destroyed the notochord at the same period shows no signs of separation. In some eggs in which the nervous system has even rolled in and formed a tube no notochord is present. Just why its appearance should be delayed longer than the formation of the nervous system is not clear. In eggs that have been punctured the notochord seems to be derived from the same material as in the normal egg. In some eggs in which the presence of a yolk plug has caused the embryo to develop as separate halves (Figs. 28 and 29) the notochord is formed within the mesodermal sheet of cells; while in others it lies more superficially, near the union of the endoderm and ectoderm cells. The cells at the surface as in Figs. 30, 31 and 32 are sometimes drawn into the notochord. In the embryos with large yolk plugs in the posterior region the posterior part of the embryo is divided into right and left halves. The notochord divides on each side of the yolk plug to form two smaller cords. Occasionally two notochords, normal in size, are present in one embryo and have no connection with each other throughout their length. In those eggs in which there was earlier present a yolk plug in the posterior region (which later is overgrown) one nervous system is present and the archenteron extends from side to side indicating its former double origin; but the two notochords still persist.

C. Later development.

The peculiarities of later development can best be followed by the consideration of individual eggs.

Egg 1.

The blastopore in this egg (Fig. 1) closed in, leaving a small sized yolk plug. When the medullary folds rolled in the yolk plug was overgrown and its position marked on the surface by a small dent in the posterior third of the nervous system. This embryo shows in sections but one nervous system which posteriorly is undersized and deeply imbedded in mesoderm. Two notochords are present (Fig. 13) and the archenteron is arched in this region. It is difficult to tell whether the nervous system which persisted has come from the union of both sides, or whether it is the nervous system of one side only, — the one remaining, the other disappearing: but as the nervous system in the median and anterior region was of normal size (Fig. 12) I think that the smallness of the cord posteriorly was due to the pressure of the mesodermal thickening on the cord as well as to its formation from the union of two small cords and not to its origin from one side. I can bring forward no direct proof for this conclusion. My argument rests on a knowledge of the conditions found in similar eggs of the same age and younger. The yolk plug causes at times a division of the nervous system and one half only continues to grow as in egg 2. Now if in such an egg the yolk plug were later overgrown, the nervous system ought to be smaller and deeply imbedded in mesoderm in that region and the archenteron ought to be arched and one notochord only should be present, as the material of one half has remained undeveloped. Since two notochords are present in the egg we are considering, it is probable that for a short distance two nervous systems were at first present which, after the overgrowth of the yolk plug, have grown together.

Egg 2.

In puncturing this egg (Fig. 2) the withdrawal of the needle caused the material to be extruded unevenly and so produced an irregular shaped gastrula. The blastopore lips closed in partially. When the medullary folds formed, the yolk plug was carried back and partly overgrown. At the end of two days when the embryo was killed there were present on the surface in the posterior region two yolk plugs. The development in the anterior part of the embryo is fairly normal. The brain and the anterior cord are fully developed

but from the middle of the embryo (Fig. 14) posteriorly the cord decreases in size and is covered with mesoderm. In the tail there are present two yolk masses (Fig. 15) — an anterior one, smaller and superficial, and a posterior one, larger which is the true yolk plug. The cells of the anterior yolk mass are cut off from the yolk cells inside. Beneath the plug is a small nervous system imbedded in mesoderm, and a large notochord. The archenteron still runs from side to side and finally opens out on the surface in the region of the second yolk plug just beyond the end of the nervous system. While the original yolk plug was being carried back, probably the cells along its margin closed at some middle point dividing the yolk plug anteriorly and posteriorly. The sides of the nervous system rolled in and closed beneath the anterior yolk mass.

Egg 3.

When the medullary folds formed, the yolk plug was found to lie in the anterior middle part of the dorsal surface of the embryo (Fig. 3). The two halves of the nervous system formed separately. The sections show that in the anterior region (Fig. 16) the nervous system is normal in size and from it the eyes developed as outgrowths. The region is beyond the area injured by the destruction of the dorsal lip and consequently the development is from both sides of the embryo. The destruction of the dorsal lip caused a separate development of the embryo posterior to it. Behind the right eye a second nerve tube is formed (Fig. 17). This second nerve tube runs a short distance by itself before it joins the main nervous system of the embryo (Fig. 18). The walls of the first and second nerve cords are continuous, though the canals are not quite united. At the very anterior end the archenteron has a more central position. It soon moves upward and to the right side and finally comes to the surface between the two nerve cords (Fig. 19). The archenteron is arched and moves from its central position to one nearer the surface sometime before it opens out. The two nervous systems had a separate origin. The study of the sections agrees, therefore, with observations I made on the living egg, — namely, that the yolk plug is carried backwards during the growth of the medullary folds and prevents a union of the two halves of the embryo. The notochord of each half arose independently, and the two never connected. The material of one side of this embryo gave rise to a nervous system having nearly a whole form, although reduced in size. In those embryos

in which the presence of the yolk plug causes a division of the material posterior to it the tail knobs are formed separately and its halves never united. When the yolk plug has been entirely overgrown the material of the tail is often rearranged, and the tail grows upwards at right angles to the main axis of the body or even curls back on the embryo.

Egg 4.

In injuring this egg (Fig. 4), when the needle was withdrawn more material than usual was extruded and the blastopore never closed altogether. The head of the embryo is much shortened and twisted, and there is a large yolk plug in the posterior region. The sections show that the brain and eyes are absent. The most anterior sections (Fig. 20) show a single nerve tube, continuous with the left cord, at the sides of which the ear pits are forming. Sections a little further back (Fig. 21) show the anterior end of the right cord and still further back (Fig. 22) the right and left cords come together, their walls touching but not fusing. Almost immediately the two separate again and the yolk plug appears between them (Fig. 23). The left nerve tube runs only a short distance. It begins to disappear as soon as it reaches the yolk plug and all that remains in the posterior region is an ectodermal thickening. There is no notochord belonging to the left side. On the right side the outer wall of the nerve cord is thick while the wall next to the archenteron is thin, indicating that it is not a »whole« nervous system reduced in size, but a half nerve tube. The notochord is present on the right side. The archenteron runs from one side of the egg to the other, even in the anterior end. Here as in Egg 3 the yolk plug has caused a separation of material posterior to it.

Egg 5.

In this egg (Fig. 5) it was observed that the blastopore did not close in entirely and the yolk plug was still present when the medullary folds were rolling in. It was later overgrown and its position marked on the surface by a thickening on either side of the tail. When the sections of this embryo were studied they showed apparently a very one-sided development. In the very anterior end (Fig. 24) the nervous system is normal size and the notochord lies on the extreme left side. In the median region (Fig. 25) the cord is on the left, is imbedded in mesoderm, and is smaller. The canal is nearer the right wall than the left. The mesoderm is

much developed on the left side, whereas on the right there is almost none. The archenteron lies to the left of the centre. In the posterior region (Fig. 26) the development is even more confined to the left side. There is a break in the ectoderm and mesoderm just to the right of the centre showing where the yolk plug was more recently overgrown. The size and position of the nervous system, notochord, archenteron, and mesoderm in the tail indicate that the development is strictly one-sided. Except for the position of the notochord the relation of the parts of the embryo in the head is normal; that is, development has taken place on both sides. From the history of the embryo and from a study of the sections I conclude that the development in the anterior region is from both sides and that in the median and tail region it is confined to the left side. In other eggs killed younger than this one as Egg 2 for example I often found that a yolk plug caused a division of the material and that the nervous system posterior to it developed only on one side. Egg 5 is probably an older stage of such a case.

Egg 6.

This ring embryo (Fig. 6) is chiefly interesting because more than half an embryo has developed from one side. On the right side the nervous system and the notochord have formed and mesoderm is present on both sides (Fig. 27). The development on the left side is a half embryo.

Egg 7.

The development of the left side, in this embryo (Fig. 7) is more than half. The notochord is present with mesoderm on both sides and the nervous system above it (Fig. 29). The nerve cord in the right side, is represented by an ectodermal thickening.

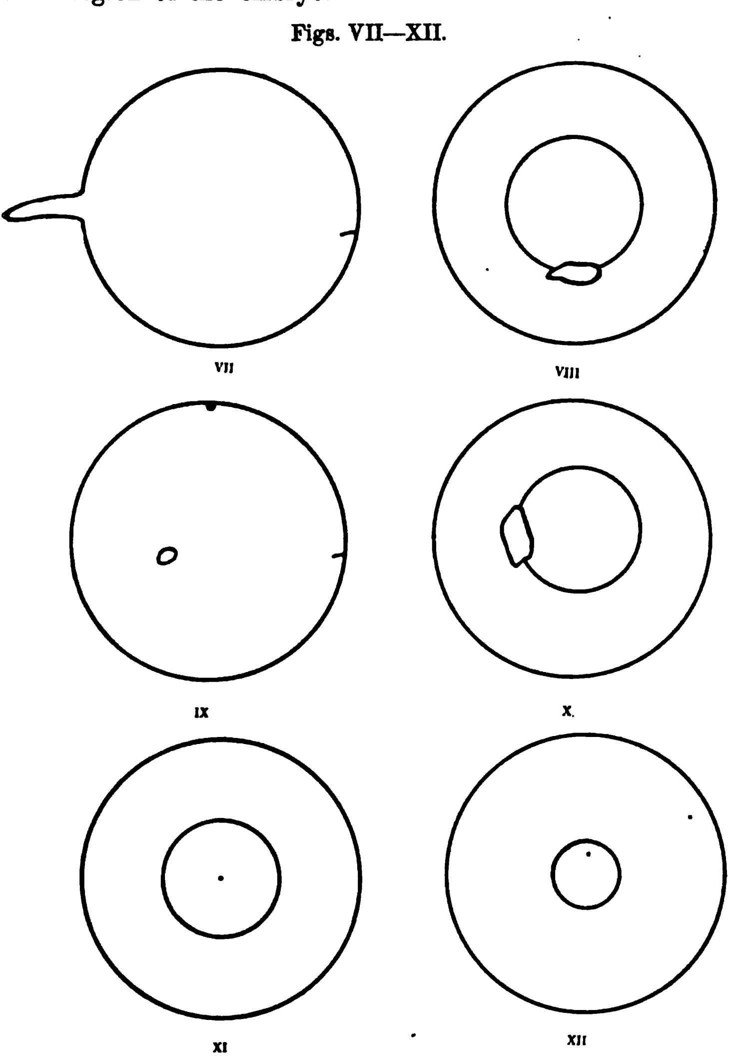
I found other embryos similar to these two but showing nothing essentially new.

Experiment II.

Twenty eggs were stuck (Fig. VII) on the first appearance of the dorsal lip at a point nearly opposite to it on the white hemisphere about 150 degrees away. When the ventral lip formed (Fig. VIII) the exovate was found to be on its edge although the injury had been made higher up on the egg. In some cases, when the exovate was small, it was overgrown; but usually the blastopore did not close in completely owing to the presence of the

exovate at the ventral lip. The destruction of the region of the ventral lip leads to the appearance of a dorsal yolk plug in the posterior region of the embryo.

Figs. VII—XII.



Experiment III.

Twenty eggs were punctured on the left side (Fig. IX) in the region from which the lateral lips of the blastopore develop half way between the dorsal and ventral lips at the time when the dorsal lip appears. The exovate (Fig. X) retarded the closing in of the

blastopore. In those eggs in which the exovate still remained it was attached to the lateral lips.

Similar experiments were carried out on other eggs puncturing them at different points along the lateral line between the dorsal and ventral lips. Here too the exovate was attached to the lateral lips of the blastopore and retarded its closure.

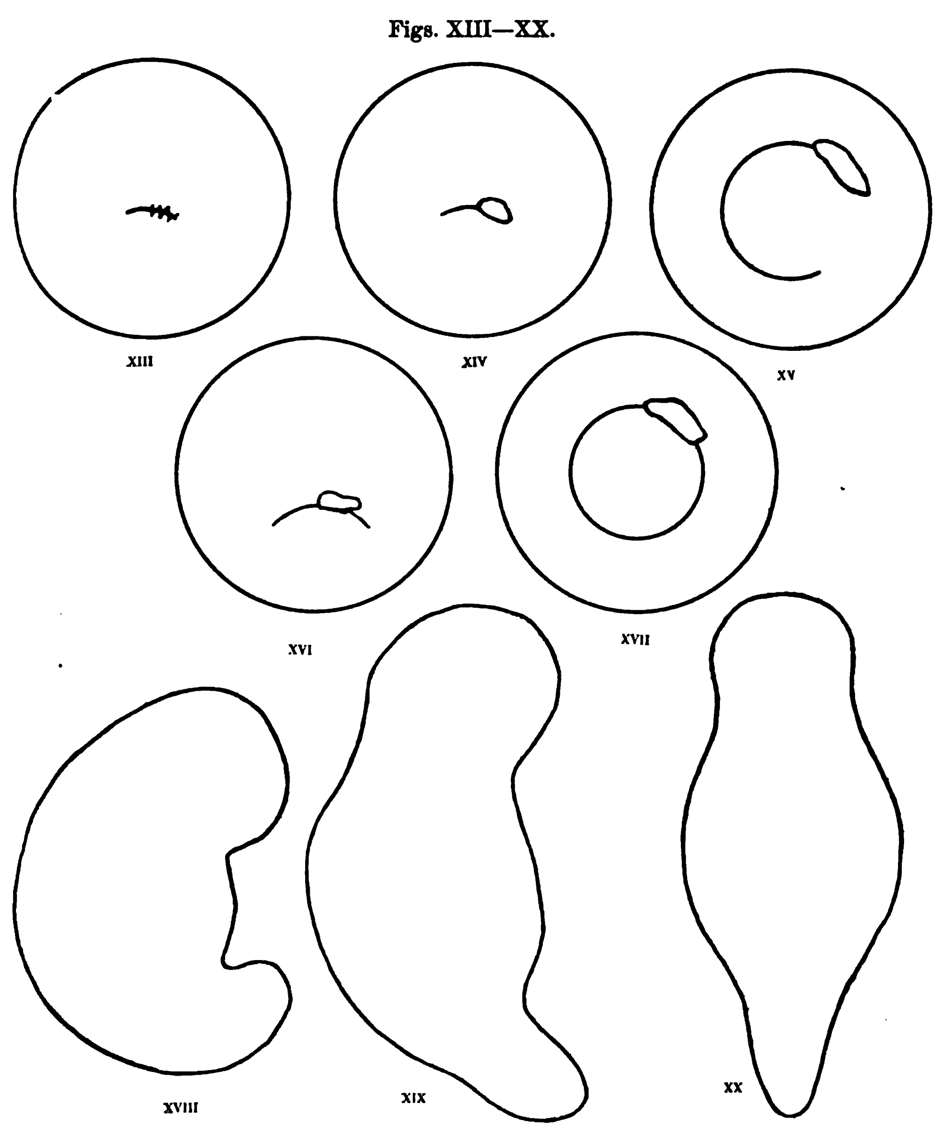
From this experiment and experiment I and II, we must conclude that there is an active growing area extending around the equator of the egg from which the sides of the embryo are formed. An injury anywhere in the lower hemisphere usually delays the closure of the blastopore.

Experiment IV.

In injuring the dorsal lip of the blastopore an exovate is produced in the region of the smallest cells and therefore in the most actively growing and moving area. Such an exovate cannot be used as a definite point for marking the relative growth and closure of the blastopore. On the other hand the yolk cells of the lower pole are large and comparatively immovable and therefore an exovate in this region can be used to better advantage as a point to indicate the movement of the blastopore lips. With a very fine needle I punctured 100 eggs in the median yolk region just after the blastopore had become circular (Fig. XI). Out of this lot I selected 30 eggs in which I considered the exovate to be equidistant from all sides of the blastopore. After puncturing, each egg was fastened by its membranes with spun glass and needles to paraffine in the bottom of a watch glass and a mark made on the paraffine corresponding to the position of the dorsal lip on the egg. In the early stages of the circular blastopore the dorsal lip is marked by a deeper indentation which can easily be detected with a hand lens; but to avoid any mistake I kept many of the eggs orientated until the medullary folds appeared — thus making certain the location of the dorsal lip. In every case I found that at the end of two hours the dorsal lip was one third nearer the exovate than either the lateral or ventral lips (Fig. XII). And in three to four hours the dorsal lip had approached the exovate and had overgrown it. During the fourth hour the dorsal lip pushed on beyond the yolk pole; the dorsal lip had travelled over about two thirds of the yolk area. This experiment proves, first, that the dorsal lip of the blastopore

progresses to a point beyond the yolk pole, and secondly, that from the time the blastopore becomes nearly circular the dorsal lip moves about one third faster than do the ventral or lateral lips. If the

Figs. XIII—XX.



dorsal lip moves faster in late stages, it is probable that in the earlier stages it also moves more rapidly. In fact, MORGAN's experiments go to show that this is the case.

Experiment V.

The left half of the dorsal lip was stuck on its first appearance (Fig. XIII) and an exovate was formed. The right side of the dorsal lip extends around the egg and the ventral lip often forms before the left part of the dorsal lip appears (Fips. XIV and XV), and when it does the new left side of the dorsal lip is formed beyond and under the exovate i. e. (more in the yolk area than the first position of the left side of the lip). The destruction of the left half of the dorsal lip leads, in the main, to the same result as does the destruction of the dorsal lip. In some eggs the exovate is overgrown and the meeting of the ectoderm over it is indicated on the surface by a crooked line. Normal embryos result. The exovate, in other eggs (Fig. XVII), was so large as to retard the closure of the blastopore. A protruding yolk plug is formed in the centre of the yolk hemisphere with an exovate on the left side of the yolk plug. When the medullary folds appear in such eggs the yolk plug is found to lie in the middle part of the dorsal surface of the embryo. Many of the embryos in this experiment bend over to the left side (Figs. XVIII, XIX and XX); but in the course of two or three days such an embryo straightens itself. The bending was probably due to the material lost in removing the left part of the dorsal lip and also to the subsequent slower growth of the left half of the embryo.

I had hoped by injuring the left part of the dorsal lip to be able to produce embryos in which the right side would produce more than a half structure, such as I had sometimes obtained in destroying the whole dorsal lip. No such results were obtained. In all cases the right side produced its half embryo.

Review.

Ikeda in his recent paper on »The Mode of Blastopore Closure and Position of the Embryonic Body«, has considered many of the same questions that I have examined in this paper, but he has reached quite different conclusions. He claims that his observations show that the normal course of development is not followed in eggs that have been punctured. Ikeda maintains that:

1) The exovate caused by puncturing the egg is a fixed point.

2) There is an overgrowth of the ventral and lateral lips to meet the exovate when the dorsal lip is destroyed.

3) On injuring the egg in one or more places at or below the level of the dorsal lip, the blastopore closes at the point of greatest injury.

4) Hence the location of the embryonic body may be either on the upper or the lower hemisphere or partly on both.

5) And therefore the method of normal development cannot be determined from the study of embryos that have been injured.

All these conclusions are based on the assumption that the exovate is a fixed point. If it can be shown that the exovate is not a fixed point, IKEDA's conclusions fall to the ground. His work was done on another species of frog and it is possible that a different mode of development may be followed in that species, but I do not think it is probable. In those eggs in which I produced an exovate at any point along the equator I found that as the blastoporic rim moves over the yolk surface the exovate must either move with it or become detached. In either case the exovate ceases to be a fixed point. If the injured dorsal lip together with the exovate moves backward over the lower hemisphere, as I have shown is the case, there is no need to assume that the reduction of the blastopore is brought about by the forward growth of the ventral and lateral lips, as IKEDA claims. The same explanation can be applied to another proposition that IKEDA makes, — namely, that the blastopore always closes at the point of greatest injury. When the exovate lies along the equator of the egg it is later carried away by the edge of the blastopore which is growing down over the surface of the egg. Hence while the blastopore seems to close at the point of greatest injury, in reality the exovate has been carried down to the point at which the blastopore closes. I conclude from the evidence of my experiments, that the exovate is not a fixed point; and if there is no more than normal forward growth of the ventral and lateral lips over the yolk; and if the blastopore does not close at the point of greatest injury, then the position of the embryo on the egg is not indifferently on the upper or lower hemisphere surface, as IKEDA maintains, but confined mainly to the lower hemisphere and hence normal development can be at least partially determined from the study of injured eggs. It is true that if a very large exovate is formed the contents of the egg may be drawn over towards the region of injury and the closing of the blastopore interfered with and the development soon brought to a standstill. Extensive injuries of this kind cannot however fairly be brought

forward as evidence to show that smaller injuries to the egg cannot be used with caution to furnish evidence as to the normal development.

Summary.

When the dorsal lip of the blastopore is stuck with a cold needle so that its material protrudes, the following changes occur:

a) A new dorsal lip may form below the original lip and grow slowly and normally over the yolk; or,

b) When the median part of the dorsal lip does not reappear and an exovate is formed there, the lateral lips move down over the yolk surface carrying the exovate along with them; or,

c) A small exovate is sometimes overgrown by the sides of the blastopore lips and the point of meeting of the ectoderm over the exovate is marked by a seam. The seam increases in length as the blastopore moves down. The distance which the dorsal lip has travelled is thus marked on the surface.

d) Owing to the retarding effect of the exovate the blastopore closes in at the lower pole of the egg, rather than further on as in the normal egg.

e) The embryo develops mainly over the lower hemisphere; the head forming in and just beyond the region in which the dorsal lip was first seen, and the tail appearing at a point on the lower hemisphere nearly opposite (Roux).

f) The notochord develops at a later period than in the normal embryo.

g) When the medullary folds roll in a yolk plug is usually present in the middle of the dorsal surface of the embryo (Roux).

h) While the medullary tube is forming the yolk plug is generally carried back and overgrown from the sides.

i) The presence of the yolk plug delays or prevents the union of the halves of the embryo posterior to it.

j) In some embryos in which the yolk plug was early overgrown the separate parts of the nervous system unite but the resulting cord is always small and imbedded in mesoderm.

k) The presence of a yolk plug may cause a separate development of the halves of the embryo both anterior and posterior to the plug. Just in front of the yolk plug the walls of the both nervous

systems may fuse though the canals are never continuous. The notochords are separate in origin and never unite.

l) Only one half of the embryo posterior to the yolk plug may continue to develop.

m) In some few embryos the material of one side only may give rise to a nervous system having nearly a whole form, with the notochord just beneath, and mesoderm on either side of the notochord; i. e. an embryo that is more than a half on one side.

It was found that when exovates were produced (at the time of the first appearance of the dorsal lip of the blastopore) just below the equator of the egg in the regions where the ventral or lateral lips would later form that:

a) When the blastopore appears the exovate is attached to the edge of the lip, which shows that the sides of the embryo are formed from the material that lies just below the equator of the egg.

When an exovate was produced at the lower pole in the yolk just after the blastopore had become circular it was found that:

a) From the time the blastopore becomes circular the dorsal lip moves $^1/_3$ faster than do the ventral and lateral lips.

b) The blastopore closes in the normal egg at a point beyond the lower pole.

When the left part of the dorsal lip is removed with a cold needle:

a) The right side of the dorsal lip extends around the egg and the ventral lip often appears before the left part of the dorsal lip is formed again.

b) The exovate, in those eggs in which the blastopore does not close completely, lies to the left of the centre.

c) Some of the embryos are bent to the left side, but in the course of two days straighten themselves.

d) When, as in this experiment, one side of the early blastopore is destroyed, more than half an embryo did not develop on the other side.

April, 1904.

Bryn Mawr College, Bryn Mawr, Pennsylvania.



Zusammenfassung.

Sticht man mit einer kalten Nadel in die dorsale Blastoporuslippe so ein, daß ein Vorfall des Bildungsmaterials erfolgt, so kommt es zu folgenden Veränderungen:

a) Eine neue dorsale Lippe kann sich unter der ursprünglichen bilden und sich allmählich in normaler Weise über den Dotter ausbreiten, oder

b) wenn der mediane Teil der dorsalen Lippe nicht wieder erscheint und an ihrer Stelle ein Extraovat entsteht, so rücken die seitlichen Lippen über die Dotteroberfläche herab, indem sie das Extraovat mit sich fortschieben, oder

c) es wird ein kleines Extraovat manchmal von den Blastoporusrändern von der Seite her überwachsen und der Vereinigungspunkt des Ektoderms über dem Extraovat durch eine Naht bezeichnet. Diese Naht wächst mit dem Abwärtsrücken des Blastoporus in die Länge. Dadurch wird der von der dorsalen Lippe zurückgelegte Weg an der Oberfläche markiert.

d) Infolge des verzögernden Einflusses des Extraovats schließt sich der Blastoporus häufiger schon am unteren Eipole, als jenseits desselben, wie beim normalen Ei.

e) Der Embryo entwickelt sich hauptsächlich über die untere Hemisphäre hin: Der Kopf bildet sich in und dicht neben dem Bezirk, wo die dorsale Lippe zuerst auftrat, und der Schwanz erscheint an einem nahezu entgegengesetzt liegenden Punkt der unteren Hemisphäre (Roux).

f) Die Chorda entwickelt sich in einer späteren Periode als beim normalen Embryo.

g) Sind die Medullarwülste angelegt, so zeigt sich ein Dotterpfropf gewöhnlich in der Mitte der Embryorückenfläche (Roux).

h) Bei der Bildung des Medullarrohrs rückt der Dotterpfropf im allgemeinen nach hinten und wird von den Seitenwänden überwachsen.

i) Die Gegenwart des Dotterpfropfs verzögert die Vereinigung der nach hinten von ihm gelegenen Embryohälften.

j) Bei einigen Embryonen, in denen der Dotterpfropf frühzeitig überwachsen wurde, vereinigten sich die getrennten Teile des Nervensystems, aber der sich ergebende Strang ist immer klein, schmal und in Mesoderm eingebettet.

k) Die Gegenwart eines Dotterpfropfs kann getrennte Entwicklung der Embryohälften veranlassen, sowohl vor wie hinter dem Dotterpfropf. Gerade vor dem Dotterpfropf können die Wände der beiden Nervensysteme verschmelzen, aber die Zentralkanäle liegen nie in einer geraden Linie. Die Chordae sind ursprünglich getrennt und vereinigen sich nie.

l) Es kann die eine Hälfte des Embryo, welche hinter dem Dotterpfropf gelegen ist, allein die Entwicklung fortsetzen.

m) In einigen wenigen Embryonen kann das Material nur einer Seite allein ein Nervensystem von annähernder Vollständigkeit hervorbringen, mit der Chorda unmittelbar unter ihm und Mesoderm zu beiden Seiten der Chorda, d. h. einen Embryo, welcher mehr als die Hälfte auf einer Seite darstellt.

Bei der Erzeugung von Extraovaten (zur Zeit des ersten Erscheinens der dorsalen Blastoporuslippe) gerade unterhalb des Eiäquators in der Gegend der späteren unteren und seitlichen Blastoporusränder fand sich folgendes:

a) Beim Erscheinen des Blastoporus bleibt das Extraovat am Rande der

Lippe haften, woraus also hervorgeht, daß die Embryoseiten aus dem unmittelbar unterhalb des Eiäquators liegenden Material gebildet werden.

Bei der Entstehung eines Extraovats am Dotter, am unteren Pol, kurz nach dem Kreisförmigwerden des Blastoporus, wurde folgendes beobachtet:

a) Vom Zeitpunkt des Kreisförmigwerdens des Blastoporus an bewegt sich die dorsale Lippe um ein Drittel schneller als dies die ventrale und die Seitenlippen tun.

b) Der Blastoporus schließt sich beim normalen Ei an einem jenseits des unteren Poles gelegenen Punkt.

Nach Entfernung des links gelegenen Teils der dorsalen Blastoporuslippe mit einer kalten Nadel ergab sich:

a) Die rechte Seite der dorsalen Lippe dehnt sich rund um das Ei aus und die ventrale Lippe zeigt sich öfter, bevor der linke Teil der dorsalen Lippe wieder gebildet ist.

b) Das Extraovat liegt bei den Eiern mit unvollständigem Schluß des Blastoporus links vom Zentrum.

c) Einige von den Embryonen erschienen nach links verbogen, streckten sich aber wieder im Verlauf von 2 Tagen.

d) Wird, wie bei dem vorliegenden Versuch, eine Seite des eben gebildeten Blastoporus zerstört, so entwickelte sich nicht mehr als die Hälfte eines Embryo auf der andern Seite.

Explanation of Plates.

Plates XXIX and XXX.

Figs. 1—11. Surface views of embryos in which the dorsal lip of the blastopore had been earlier removed.

Fig. 1. An embryo in which after the yolk plug was overgrown the nervous system of each side united.

Fig. 2. An embryo in which the nervous system has rolled in and formed beneath the yolk plug.

Fig. 3. An embryo in which the presence of a yolk plug has caused the separate development of each half.

Fig. 4. The anterior part of the embryo (the brain and eyes) are absent. Two nerve cords, separate in origin, are present.

Fig. 5. The nervous system in the posterior region has been derived from the material of one side only.

Figs. 6 and 7. Eggs in which more than half an embryo has developed on one side.

Fig. 8. Posterior to the yolk plug the halves of the embryo have not united into a whole structure.

Figs. 9—11. To show the method of overgrowth of the yolk plug.

Fig. 9. The yolk plug is present in the middle of the dorsal surface of the embryo.

Fig. 10. The yolk plug has become smaller and has been carried further back.

Fig. 11. The yolk plug has been entirely overgrown and its position in the tail marked on the surface by a depression.

Figs. 12 and 13. Sections through the middle and posterior region of egg 1, Fig. 1.

Figs. 14 and 15. Sections through the middle and posterior region of egg 2, Fig. 2.

Figs. 16, 17, 18 and 19. Sections through the anterior and middle part of egg 3, Fig. 3.

Figs. 20, 21, 22 and 23. Sections through the anterior and middle part of egg 4, Fig. 4.

Figs. 24, 25 and 26. Sections through the anterior, middle and posterior region of egg 5, Fig. 5.

Fig. 27. Section through the middle of egg 6, Fig. 6, showing that more than half an embryo has developed on one side.

Fig. 28. A part of Fig. 29 enlarged to show the separation of the notochord from mesoderm.

Fig. 29. Section through the middle of egg 7, Fig. 7.

Figs. 30, 31 and 32. Sections through an embryo showing the origin of the notochord from mesodermal and ecto-endodermal cells.

The Relation Between Normal and Abnormal Development of the Embryo of the Frog (III), as Determined by Some Abnormal Forms of Development.

By

T. H. Morgan.

With Plates XXXI and XXXII.

Eingegangen am 25. April 1904.

The following observations and experiments were made for the most part during the spring of 1903. Although the different points taken up under each heading are not closely connected, yet they all have a direct bearing on the general problem included in the title of the paper, which is the third of the series dealing with these questions. The eggs were in all cases those of *Rana palustris*.

Abnormal and Irregular Forms of Cleavage.

Several observers have already described cases in which the first cleavage of the frog's egg divides the egg into unequal parts. I wish to record here two extreme cases of this sort in which the relation of the first cleavage to the gray area was noted. The eggs were also isolated and found to give rise to normal embryos.

In the first case, Fig. 1, the first furrow extended from the top of the black hemisphere over towards the region of the gray area. The first two cells were, in consequence, very unequal in size; the smaller being almost entirely black, but containing at its lower end a little of the gray area. When next examined the egg was in the eight-cell stage, and had four small black cells and four large black and white cells, Fig. 2. There can be little doubt that the two cells, first formed, had divided twice each time into nearly equal parts. The dorsal lip of the blastopore appeared later on the gray side of

the egg. It is clear, therefore, that the first furrow and the dorsal lip did not coincide in position, as is the rule for the normal egg, nevertheless a normal embryo developed.

Another egg, Fig. 3, did not divide quite so unequally. The second furrow came in at right angles to the first. The third furrows divided the small cells into unequal parts, Figs. 4, while the two large cells had begun to divide, when the observation was made, by nearly vertical furrows, Fig. 5. A normal embryo developed here also.

These two cases support the conclusion, first expressed by PFLÜGER, that the cleavage-form, as such, does not determine the position of the embryo on the egg. In the light of more recent results in experimental embryology it is becoming more evident that the distribution of the protoplasm is the factor that determines the position of the embryo on the egg and not the position of the planes of division. It is true that the cleavage planes often follow the lines of separation between the different protoplasmic areas, and hence appear at times to separate the egg into its constituent parts, but it has been found that the position of the cleavage planes can be shifted and the embryo may still follow the protoplasmic fields, rather than the position of the cleavage planes. It is, in fact, more probable that the position of the protoplasmic areas (by directing the spindle) influence the position of the planes of cleavage than that the planes of cleavage determine the location of the material of the embryo. This point will be further discussed below.

Two other unusual forms of cleavage were found in another bunch of eggs. The first of these is shown in Fig. 6, and in side view in Fig. 7. One cleavage furrow, 1-1, divides the egg into equal parts. This I shall arbitrarily call the first furrow. Another furrow, 2-2 (arbitrarily called the second here), starts above in the black hemisphere, but very much to one side. It does not extend down far into the egg. The two large black cell also show a plane of cleavage, 3 (called here the third furrow), which is nearly horizontal. It, also, does not extend far into the egg. Sections were made of this egg in order to see if the nuclei would give any clue as to what the peculiarities of the cleavage were due. A comet-like line of pigment extends from the cell-wall in the upper hemisphere into one of the blastomeres and probably represents the path of entrance of one spermatozoon at least. In each of the large blastomeres, and in the region of the third cleavage, an elongated pigment

band indicates the division of a nucleus. In the small blastomeres on the crescent side of the egg there is a faint indication of a nucleus (?) in each. The most plausible explanation of this condition is, I think, that two spermatozoa have entered the egg and brought about its irregular division. In the other egg, Figs. 8 and 9, the first plane of cleavage, 1-1, is the only one that is completed. It divides the egg into nearly equal parts one of the halves containing all of the gray area. Each of the first two blastomeres appears to have two divisions in it, indicated by the letters 2-2, 2-2. Whether these appeared in succession, or whether, as seems to be the case, they appeared at the same time in each of the cells, can not now be determined. Sections of this egg show that nuclei (indicated by the balls of pigment) are present in all of the subdivisions of the egg. Near the top of the large blastomere there are two paths of pigment that appear to indicate that two spermatozoa have entered the egg. If this is the case the irregularities of the divisions are due here also to the presence of two spermatozoa in the egg.

These two cases, in which the abnormal cleavage is probably due to polyspermy, are entirely different, therefore from the first two cases described above, and also different from the cases that have been recently described in a paper by BORING and myself[1]). Since the general questions connected with the variations in the cleavage that we described were not there discussed, I propose to give a further consideration to some of the results here.

We found in about $8^1/_2$ per cent of cases, that the first cleavage plane came in at right angles to the median plane of the gray area, and therefore in the position of the second plane of the »normal« division. In eggs of this sort we found that the median plane of the embryo sometimes coincided with the first plane of cleavage, and sometimes with the plane of symmetry of the gray area, and in other eggs it lay between the two. The explanation of this difference is probably as follows: — It appears that the gray area is produced in the interval of time between the fertilization of the egg and the first division. It is probably produced as shown by MOSZKOWSKI by a rearrangement of the contents of the egg, — a streaming of the interior due to the action of gravity. When the first spindle is formed it becomes placed at right angles to what was the median plane of flow, so that the first plane of division will

[1]) This Archiv. XVI. 1903. p. 682—690.

correspond approximately to the median plane of symmetry, i. e., it will divide the gray area symmetrically. The position that the spindle has assumed at right angles to the plane of symmetry of the protoplasm is, I assume, brought about by the elongation of the astrospheres at right angles to the plane of symmetry. The flow of the protoplasm has probably come to an end in the normal egg before the elongation of the spindle occurs, so that the spindle takes the position just described without being influenced directly by the movement. If, however, after the gray area has been formed, or while it is forming, the eggs should be turned (due to the bunch as a whole shifting its axis) the flowing of the protoplasm may begin again, and may so affect the nucleus that is assumes a new position before division. Hence the first plane of cleavage may appear in a different meridian of the egg.

From the usual position of the spindle in the normal egg it appears that the spindle becomes placed in a position at right angles to the plane of symmetry of the protoplasm. The only assumption that we can offer to account for this is that some sort of regulation exists in the egg that causes the asters at the poles of the spindle to elongate across the plane of symmetry, and this movement of the asters will cause the spindle to lie also across the symmetrical plane of the egg. On the other hand we have assumed that this regulation may be easily disturbed if streams are set up in the protoplasm at the time of or after the elongation of the spindle. That this is not an arbitrary assumption is shown by the experiments of Pflüger and of Born on eggs turned into oblique or inverted positions. The flowing of the protoplasm that then occurs is known to carry the nucleus into a different part of the egg, and the position of the plane of division, that may come in while the protoplasm is still moving, shows that the position of the spindle is affected by the direction of the flow. It appears in some cases at least that this effect is such that the long axis of the spindle is in the direction of the axis of flow of the protoplasm. The spindle may be looked upon, under these conditions, as an elongated body floating in a more fluid substance. Such a body will tend to become placed with its long axis in the direction of the stream.

I believe we can profitably apply these suggestions to the type of eggs in which the first cleavage is at right angles to the plane of symmetry of the gray area. I interpret the position of the first plane of cleavage in these eggs as due to a secondary rotation of the proto-

plasm of the egg after the gray area has been formed. This rotation, as I have said, may suffice to carry the spindle into a new position; the rotation itself being due to a change in the position of the egg, which the egg has failed to meet by rotating on its axis, as usually takes place when the eggs are turned into a new position.

Now the median plane of the embryo appears to be determined by the symmetrical distribution of the protoplasm. In these eggs, in which the first plane of cleavage comes in at right angles to the normal position, there will tend to be two planes of symmetry in the protoplasm, namely, the one first formed by the gray area, and the new one due to the secondary rotation of the contents of the egg. Whichever of these two exerts the stronger influence will determine the median plane of symmetry of the embryo. In some cases it will be the first, in others the second, and in still others the median plane will come to lie between the two. Hence the median plane of these embryos should be expected to coincide sometimes with the median plane of the gray area, and sometimes with the first plane of cleavage (i. e., at right angles to the gray area), and at other times to lie between the two. This is what we actually found to occur. Thus the same hypothesis that explains the shifting of the spindle and the abnormal position of the first plane of cleavage will account for the change that sometimes, but not always, takes place in the position of the median plane of the body without supposing that the two are related as cause and effect. The connection lies deeper, namely, in the secondary change in position of the protoplasm that carries the spindle into a new position on the one hand, and produces a new plane of symmetry on the others, the latter change having a greater or less influence on the position of the median plane of the embryo.

It was also pointed out by Boring and myself that the third planes of cleavage are sometimes vertical instead of horizontal, and we found that this occurred most often on the side of the egg containing the gray area. In one bunch, in particular, a large number of such cases occurred. The explanation of these facts is probably as follows. The bunches of eggs were brought into the laboratory sometimes soon after they had been laid and before the jelly had swollen to any great extent. The bunches were often placed in shallow dishes. Under these circumstances compression of the eggs would almost certainly take place from above downwards, and this would affect the position of the cleavage planes, as Born and Hertwig

have clearly shown. Furthermore the gray side of the egg is the side that is nearer the top of the egg than is any other part of the dark hemisphere, hence the vertical compression would be most likely to be shown on this side, and therefore the more frequent occurrence of the vertical cleavages in this region.

Pflüger in 1883 concluded that the spindle in the compressed egg would take the position of least resistance. Hertwig later modified this »rule« so that it read; — the spindle assumes the position of the greatest protoplasmic mass. Numerous exceptions have been found to this statement. In the case of the sea-urchins egg I pointed out[1]) that this rule does not apply to the three-fold type of cleavage, and that in these the second planes of cleavage are clearly determined by a relation to preformed areas in the protoplasm. We are justified I believe in extending this conclusion to other, and perhaps to all cases, in the following sense. The position of the spindle itself is actually determined by movements of the protoplasm as admirably shown by Conklin's recent observations on the egg of *Crepidula*. These movements of the protoplasm are in turn determined probably by the condition of the protoplasm in each cell as a result of which at certain times currents are set up, and it is these that carry the spindle into position. How far the basis of this arrangement depends on the structure of the protoplasm, and how far purely on a difference in composition of different regions can not at present be determined. Both factors may enter into the problem. The differential divisions of the protoplasm that so often occur may be caused by the flow of the material, and as a consequence determine the position of the spindle. Thus there must be a finely adjusted set of conditions in the protoplasm that regulate the position of the spindle and the consequent position of the cleavage planes, but this regulation may be little more than the outcome of physical and chemical forces in the widest sense of the terms. Any attempt to refer the position of all spindles to a single factor as Pflüger and Hertwig have attempted to do, is almost certain to fail, for, in different cells the conditions that determine the direction of the flow of the substances that give direction to the spindle may be of very different kinds.

---

[1]) This Archiv. 1895. II. p. 75.

Is Gravity Essential for the Formation of the Plane of Bilateral Symmetry in the Frog's Egg?

I do not propose to consider here that side of this question that has been discussed by ROUX and by SCHULTZE, but only the recent experimental evidence, in regard to the action of gravity, brought forward by KATHARINER ('02), MORGAN ('02) and MOSZKOWSKI ('02, '03). Furthermore I shall confine my discussion to certain questions raised by MOSZKOWSKI in his last paper, in which he brings forward certain evidence which he believes controverts the interpretation that KATHARINER and I have given to our results. It will not be difficult to show, I believe, that MOSZKOWSKI has failed to substantiate his claim.

The evidence that MOSZKOWSKI brings forward to show that the experiments of KATHARINER and myself are inconclusive is two-fold. In the first place he claims that in our experiment a centrifugal force has been substituted for that of gravity, and has been the factor that has determined the median plane of the embryo. Now this assumption implies that the eggs must have rotated for some little time in the same plane, and this may actually occur, MOSZKOWSKI claims, in bunches of frog's eggs rotating in a whirl of water. I do not question that this might happen, and presumeably did happen in MOSZKOWSKI's experiments. Whether it did, or did not, in KATHARINER's experiment, I will not pretent to say, but it seems to me improbable that so acute an observer could have overlooked so obvious an objection. In my own case I can state that I paid attention to this point and observed that the eggs did not rotate for any length of time in the same plane. The eggs of the toad are laid in strings, not in bunches as are the frog's eggs. These strings were cut up into short pieces of varying lengths. The rotation of these strings in the whirl of water was irregular in the extreme, and resembled a mass of living reptiles crawling in and out of the mass so that the individual eggs were carried through most complex and ever changing revolutions. I closely watched individual eggs and saw that they were constantly changing the plane of rotation as they slowly revolved in the water.

In the second place MOSZKOWSKI states that by turning on the water so that a strong current was produced he got abnormal development (protruding yolk for instance), which he says was due to centrifugalizing the eggs. Now this is a question with which I am

especially familiar. Until MOSZKOWSKI states how many revolutions his eggs made in a minute, and their distance from the center of revolution, it will not be possible to determine whether or not his results are in reality due to a centrifugal force. I may recall that I have found that the eggs of *Rana palustris* may be rotated at the rate of 140 revolutions per minute at a distance of from $7^1/_2$ to $19^1/_2$ inches from the axis of rotation without causing them to develop at all abnormally. It would be interesting to know if MOSZKOWSKI rotated his eggs as rapidly as this, and if he did, the rate is so enormously greater than that which I used for the toad's eggs that it is quite inconceivable that the two results can in any way be compared. It is no less important to remember that this form of abnormality, which MOSZKOWSKI says is due to centrifugalizing the eggs, occurs whenever the yolk cells are injured in any way as I have shown a number of different times. Rough handling, or perhaps even irregular shaking, if sufficiently violent, might produce exactly the same result as a strong centrifugal force. Therefore while it is perfectly possible that MOSZKOWSKI's abnormal embryos may have been due to the centrifugal force, the fact that this is the case is not sufficiently shown by the evidence that he has given.

To return to my own experiments with the toad's egg. That the results here were not due to the centrifugal force is shown I believe first by the irregularity of the rotation (as stated above), second by the entire absence of the gray area, or of a similar appearance on the eggs as they developed. MOSZKOWSKI overlooks the fact that I took a few eggs out at intervals and examined them for this very point. Third that the development was normal in all respects and showed in no way that the eggs had been centrifugalized. The first and the second point suffice, however, to establish the conclusion that I drew from the experiments.

Finally it seems to me that while MOSZKOWSKI has brought forward strong evidence to show that gravity is the most important factor under normal conditions in determining the arrangement of the protoplasm and in locating, in consequence, the median plane of the embryo, — (a further analysis of this relation I have attempted to give in the preceeding section for certain abnormal cases), — yet it appears to me that he has arbitrarily assumed that gravity is the only factor that can produce this result in the frog's egg. In other eggs we have strong evidence to show that gravity plays no part

in the determination of the median plane of the embryo, and in these cases other factors must assume this function.

Now while I am willing to admit that gravity may play an important role in the frog's egg, it does not follow that, when the action of gravity is excluded, the egg may not have other means of determining the middle plane of the embryo. In fact, we do not have to look far to find other factors that might produce this result. The entrance of the spermatozoon may, as claimed by Roux, be a factor, if in no other way than as the outcome of the apposition of the two pronuclei and the position assumed by the asters in the plane of apposition, which will give a plane of bilateral symmetry that coincides in position with the point of entrance of the spermatozoon. Whether or not Roux's experiment of localized fertilization really establishes the conclusion that he has drawn from it, is a point that future experiments must decide.

The egg is at first attached to the wall of the ovary by one side, and it is not impossible that the point of attachment may, through a possible influence on the distribution of materials, produce a bilateral condition, or at least be an influence that may become a factor, if stronger influences are eliminated.

For these, and for other reasons that I need not go into here, I still believe that the evidence in favour of the view that the toad's egg, and probably also the frog's egg, can develop normally when the action of gravity in one plane is removed (and is not replaced by a centrifugal force) is valid.

The Effect of Killing One of the First Two Blastomeres Before the Cleavage is Completed.

Roux's experiment of sticking one of the first two blastomeres has lead to so much controversy that it may not seem surperfluous to describe an experiment in which a variation of this method led to an unusually definite result.

The question suggested itself: — what will occur if an egg is stuck at the time when the first furrow has just appeared? Will the division be stopped? If so and if at the same time one of the first two nuclei should be killed, or injured, there might result a whole egg containing the nucleus of only one of the first two blastomeres. Under such circumstances the development of the egg might give some points of interest. As a matter of fact it was found, as

has been more fully described in my paper with Miss TORELLE, that the first cleavage generally completes itself, so that the main purpose of the experiment can not be attained in this way. Indirectly, somewhat the same result is at times obtained by the breaking down of the cell-wall between the first two cells. If, however, the nucleus of the injured cell is not killed, as is nearly always the case, it may continue to divide and supply the injured half of the egg with the nuclei around which cell-walls may subsequently be formed, and this half become added to that of the uninjured half. In one egg, stuck at the time of appearence of the first furrow, the injury was so severe that the nucleus was seriously injured and failed to supply the injured half with nuclei. It divided very irregularly, and only a very few times, and the resulting nuclei remained near the place of injury. They did not become the centers of cell-formation. It was also evident that the part that developed was less in volume than half of the egg, which was due, most probably, to the cell-wall between the blastomeres breaking down so that the protoplasm of the lower part of the blastomere became continuous with that of the injured side, and failed to become supplied with nuclei in the later stages of development. Possibly in this case the cell-wall between the first two blastomeres had not completed itself which would lead to practically the same conditions in the egg as though it had first formed and then broken down.

A surface view of the egg, at the time when the embryo appeared, is shown in Fig. 16. A small »half-embryo« is present on the uninjured side along the line of union with the injured half. The embryo appears to be somewhat less in size than a half-embryo, and this is due, no doubt, to loss of material from the uninjured side. The half medullary plate that is seen in the figure is somewhat broader at its anterior end where it is arched over to some extent by the yolk of the injured side. It is a point of interest to note that the medullary plate lies on that side of the egg that is opposite to the upper injured hemisphere of the other blastomere, which means that the embryo has formed over the yolk hemisphere of the egg. The egg was cut into cross-sections, three of which are shown in Figs. *G*, *H*, *I*. The first of these is through the anterior end of the medullary plate. This appears (above in the figure) as a nearly bilaterally symmetrical structure, lacking a little on the inner side. In sections further forward, however, the medullary plate becomes quite bilaterally symmetrical. Beneath the medullary plate lies the

mesoderm, extending as a thick sheet over one side while on the other, although it extends over the middle line, it is much less developed and does not continue downwards along the inner side at all. In the middle of the yolk the small opening of the archenteron is present. The outer surface of the embryo is covered by ectoderm, which in this section extends on the inner side between the embryo and the injured half.

The injured part of the egg, as shown in this same section, contains a few irregular and abnormal nuclei especially in the region near the point of injury. The protoplasm is much vacuolated and may be dead in some places.

Passing along the series of sections towards the middle of the embryo, the ectoderm over the inner side is found to become thinner, and finally to come to an end over this side, as in Fig. *H*. The archenteron extends towards the inner side and opens out as shown in this figure. It is important to note that its roof is bounded by yolk-cells (endoderm), and that these are continuous near the opening with smaller cells, which are exactly like the mesodermal cells that lie on their inner side. Further out, along the upper, inner wall, the small cells grade off into the ectoderm, which still further is thickened to form the half-medullary fold. The notochord lies on the left side (in the figure) of the medullary plate, and is nearly surrounded by mesoderm from which it appears to have been cut off. It lies in the region where the ectoderm and the mesoderm of the of the surface become continuous. The mesoderm extends over the entire right side of the section, and is differentiating below from the yolk-cells.

Passing to sections further posteriorly we find that the archenteron extends much farther into the yolk, even more extensively in some of the sections than shown in Fig. *I*. The ectoderm of the medullary plate extends further over on the inner side, and finally (posterior to Fig. *I*) the medullary plate is nearly bilaterally symmetrical again. In these posterior sections the notochord, as such, can not be found, because, no doubt, it becomes merged into the mesoderm in this region of the embryo. The surface ectoderm has apparently met with an obstacle on the lower side and its cells are heaped up there. The yolk cells on the inner side are looser than in the more anterior regions, and, here and there, seem to be imbedded in the yolk that is continuous with that of the injured part; but the cells are always near, or are directly continuous with, the

yolk-cells of the embryo, and there can be no doubt that their nuclei have originated in the uninjured side.

This series of sections is instructive in many ways, and I wish to point out here, as briefly as possible, some of the more interesting questions that are involved, in the formation of an embryo of this kind.

If an egg in which one of the first two blastomeres has been stuck is kept under observation at the time when the dorsal lip of the blastopore first appears, (and the same is true for an egg stuck at the time when the first furrow has just come in), it will be found that the dorsal lip develops as a small crescent on the side of the egg near the line between the injured and the uninjured halves. It then begins to extend around one side of the egg to form the lateral lip as shown in Figs. 13, 14, 15, and at the same time the dorsal lip advances backwards over the surface of the yolk. The lateral lip has begun meanwhile to roll over the yolk also, and the ventral lip, that has now appeared, extends forwards for a short distance. In other words the uninjured half follows the same method of development as half of the normal egg would do. The open side of the archenteron represents the edge of the lateral lip of the blastopore.

The anterior end of the medullary plate of the frog-embryo is laid down in the undivided material in front of the first position of the dorsal lip of the blastopore, and hence on that part of the egg not involved in the blastoporic overgrowth. It has been noted that the medullary plate in this half-embryo, especially at its anterior end, is a whole structure of reduced size, and not a half. This peculiarity of these half-embryos has also been noticed by Roux, but I think its importance has not been fully appreciated, for there is no evidence that it is due to an early postgeneration of the missing (?) half. As far as I have been able to determine, the anterior end of the medullary plate is laid down at once as a whole structure, and not as a half that completes itself on one side; hence I can see no advantage in calling the process one of postgeneration, since the half is no more postgenerated than is the whole embryo that develops from the isolated blastomere of the sea-urchin's egg. In both cases, no doubt, some change takes place, so that the middle line becomes formed some distance from the inner edge, but this involves, I think, a different conception of the process from that which supposes the half of the whole structure is first laid down,

and new cells are then thrown across, as it were, to the other side to duplicate the half-structure that was first formed. It is this latter process, to which ROUX applies the term postgeneration. My own idea of what takes place involves the assumption of axial readjustment of material that is so little predisposed in one direction (half-structure) that its relations may be readjusted in response to the form of the developing part.

In the middle regions of this embryo the medullary plate is a half-structure, or at most a little more than half. The notochord, although rounded and appearing therefore as a smaller, whole structure, lies on the inner side of the medullary plate, and is, therefore, in the position of a half-structure. It lies just beneath the surface, and is, in part, surrounded by mesoderm. The surface cells over the notochord show a gradation between the ecto- and mes-endoderm. These cells, as well as those that lie further along over the inner surface of this region, call for special notice. It is this part of the surface that is rolled over in the normal embryo to form the roof of the archenteron. The cells in this region are those just outside of the lateral lips of the blastopore, and normally are brought together to unite in the advancing dorsal lip of the blastopore. These are superficial cells that lie at first outside of the rim of the blastopore, but whether, therefore, we shall call them ectoderm or endoderm is, I think, entirely a matter of definition. If we determine to call them ectoderm, then we must conclude that part of the cells of the dorsal roof of the archenteron are at first ectodermal. It has been shown by SCHWINK and by KING that some of the cells of the roof of the archenteron are added to the notochord and to the mesoderm. Whether the dorsal wall, after this process has taken place, becomes purely endodermal, or whether some of the ectodermal cells may remain, can not be definitely stated. The distinction is perhaps largely artificial, for, in the lips of the blastopore, the ecto-, meso-, and endoderm are so closely united that it is probable that all the cells of this part have the potentialities at first of all three layers. Thus the notochord may be ascribed to the ectoderm, or to the mesoderm, or to the endoderm, at will, and it may be a matter of indifference to which layer we ascribe it, since the cells of these layers in the part of the embryo from which the notochord develops may all have the potentiality of producing this structure should they happen to get into the part from which the notochord is formed.

There is another point shown by this half-embryo that calls for

a brief mention. The roof and the floor of the half-archenteron are formed from the yolk-cells, and the archenteron is produced here not by the rolling in of the edge, although this also takes place, but by the yolk-cells withdrawing and opening out. This part of the archenteron corresponds to the lateral portion of the archenteron of the normal embryo, which, I believe, is also formed by the withdrawal, or pulling in of the yolk-cells along the lateral lips of the blastopore. It is also probable that the same process occurs at the dorsal lip of the blastopore, as claimed by ASSHETON (though not so extensively, I believe, as he supposes). It is, of course, hazardous to argue from the conditions in the half-embryo to the normal development, but in the two cases the processes have every appearance of being the same, and in the half-embryo the conditions are such that there can be only one interpretation as to how the result has been attained; hence it appears to me not unreasonable to extend cautiously the same interpretation to the normal embryo where the result is more obscured by other conditions.

Finally I would recall that the half-embryo in this case is less than half in volume, due apparently to the loss of yolk material from the uninjured blastomere. This seems to have occured in the yolk-region of the more posterior part or the embryo, so that the equatorial zone from which the embryonic material is mainly derived has lost relatively less. The extent to which the yolk becomes nucleated from the nuclei derived from the uninjured half will determine how much of it becomes cellulated. In this particular case the nuclei do not appear to have extended over into the injured portion, although in consequence of the continuity of the yolk in this region the nucleazation might, as far as we can see, have been more extensive. As soon however as the protoplasm becomes broken up into cells around these nuclei, further nucleazation will come to an end, and this is what actually seems to take place in eggs of this sort. From this point of view the in-wandering of nuclei from the uninjured into the injured half, as ROUX claims to take place, is not likely to occur after the protoplasm has once become broken up into cells.

There is a question of theoretical interest in connection with the postgeneration of the injured blastomere which brings to light a difficulty of fundamental importance. If the »half-embryo« lies in large part over the lower hemisphere, as ROUX believes, then there is opposed to the »open« side of the half-embryo the large yolk-cells of the lower hemisphere, as shown in Figs. 13, 14, 15. How is it

possible that this material can be transformed into the dorsal side of the postgenerated »half«, even under an influence emanating from the developed half, as ROUX supposes. It must be remembered that the material to form the embryo proper is carried downwards by the overgrowth of the dorsal and lateral lips of the blastopore and has an origin relatively high up on the egg. The yolk-cells of the lower hemisphere form the floor of the archenteron, and are removed by half the diameter of the egg from those yolk-cells that form the mesoderm of the embryo. Hence it seems to me, in the light of recent advances, highly improbable that ROUX's account of this process can be correct.

Closely connected with this question there is another, which, I believe, has not been sufficiently considered. According to ROUX the characteristic process of blastoporic overgrowth, by means of which the material of the embryo is carried over the lower pole, is ommitted in the postgeneration of the injured half. For several reasons this does not appear to me to be possible. If, on the contrary, we suppose that the injury has only sufficed to delay the development of the injured half, is it possible that the uninjured half may first complete its gastrulation, and then the delayed half pass through the same process? There is no evidence that this occurs. If it did so, it would, no doubt, have been observed. Is it possible then that the development of the uninjured half is held back until the process of gastrulation can go on simultaneously in both halves? This may sometimes occur, but gives rise to spina bifida embryos, or even to normal embryos if the yolk has not been much injured. It does not appear that the »postgeneration« that ROUX describes takes place by either of these two processes. There remains another possibility. The material for the middle and for the posterior regions of the body may be supposed to grow backwards from the head region of the half-embryo, i. e., the material of the injured half that lies at the side of the half(?)-head may be imagined to extend backwards in somewhat the same way as the dorsal lip extends backwards, without, however, an actual process of gastrulation taking place. It seems to me that we also lack evidence to establish this view. From the proceeding analysis it appears improbable that the material of the injured half can be used to replace the missing half-embryo unless it passes through a regular process of gastrulation. The half-embryo can at most only partially complete itself by a sort of lateral regeneration (involving to some extent the process of morphallaxis) of its

own tissues. This view seems to me the most plausible one in the light of the experiments that have been so far carried out.

The Size of the Cells of the Embryo, and the Size of the Egg.

The eggs laid by each individual frog are usually all of about the same size within rather close limits. This size is often variable for different individuals of the same species. Every embryologist must, however, have found occasionally bunches of eggs in which smaller eggs than the rest of the batch are present. There is an interesting theoretical question connected with these small eggs, to which I have already called attention[1]. I described some cases, in which small eggs of the toad were found that contained only one-half of the volume of the normal eggs, and which, therefore, were equivalent in volume to one of the first two blastomeres. During last spring I found in one bunch of frog's eggs a few eggs that were so small that they at once arrested my attention. Measurements of these eggs showed that some of them contained no more than half of the volume of the other eggs of the same bunch. The following figures give the measurements of some of the small, dwarf eggs, and, for comparision, the measurements of some of the normal eggs.

Normal Eggs	Dwarf Eggs	
50 × 53	37 × 39	42 × 45
52 × 53	40 × 42	43 × 43
50 × 52	42 × 42	44 × 45
49 × 52	44 × 44	42 × 44
49 × 51	44 × 47	42 × 43
50 × 53	40 × 42	45 × 46
50 × 50	44 × 46	

If the cubes of the diameters of the dwarf eggs be compared with those of the full-sized eggs, the volumes will be found to be as 1 to 2. The small eggs were isolated and produced normal embryos, also of reduced size. These were preserved at different stages along with the normal eggs, and, later, sections were made of both kinds, always carrying one of the small eggs and one of the large eggs through the same solutions, etc., and using only these for comparison. Camera drawings were then made of cells from

[1]) This Archiv. 1901. p. 429.

corresponding regions of the two embryos of each pair, and the drawings compared.

Before speaking of the results there are a few points in regard to the origin of these dwarf eggs and their mode of cleavage that must be described. If the ovary of a frog be examined during the winter the full-sized eggs are found hanging from the walls of the ovary into the central cavity. In addition to these there are other eggs of all sizes, especially very small ones, that will become the ripe eggs of the following year. The dwarf eggs appear to have been some of the eggs that had not quite reached maturity (not the very smallest just spoken of). The pigment in these immature eggs is not so deep, nor so extensively developed, as it is in the large eggs. One of the most evident characteristics of the dwarf eggs also is their light color. It seems to me, therefore, probable that these eggs correspond to the small eggs of the ovary that have been accidentally set free, possibly because they were large enough to »ripen« at the time when this process occurred in the ordinary eggs.

In several cases I followed the process of cleavage of the dwarf eggs. It seemed at first sight to depart widely from the normal type of division. The first division separated the black part of the egg from the white, and appeared to lie therefore in the position of the third plane of cleavage of the normal egg. As shown in Fig. 10 the first plane of cleavage extended between the white and black parts of the egg, beginning at the upper edge of the black. Possibly these eggs were not free to rotate in their membranes, and consequently a rearrangement of the contents of the egg took place beneath the surface. This view is supported by the fact that the following sequence of the divisions is as in the normal egg. The second furrows came in at right angles to the first, Fig. 11. The third furrows, in the few cases that were observed, cut off four upper smaller cells, two of which were dark and two light, Fig. 12. Thus the divisions are, as I have said, the same as in the normal egg, although the distribution of black and white is different. The results resemble those that Pflüger obtained when he forcibly held eggs in oblique positions. The medullary plate when it appeared was markedly lighter than in the normal egg, which may be due, in part, to the lack of pigment in the egg itself, and also, as in Pflüger's eggs, to the rotation of the interior.

Some of the embryos were killed at the time when the dorsal lip of the blastopore first appeared; others at the time when the

medullary folds were just outlined on the surface of the egg, and others when the medullary folds had closed and the tail-knobs were just beginning to form.

It was by no means an easy matter to decide in all cases whether the small eggs produced the full (normal) number of cells, which would therefore be smaller, or only half as many cells of the same size as the normal. The difficulty arises mainly from the irregular form of the cells of the embryo and from the uncertainty in locating exactly similar regions of the two embryos. For these reasons the following results are not as final as I had hoped that they might be.

It was found that the cells that make up the roof of the segmentation cavity, at the time when the dorsal lip of the blastopore has just appeared, are smaller in the dwarf embryo than in the full-sized embryo. There is also a considerable and well-marked difference in the size of the yolk-cells. The roof of the segmentation cavity is also narrower in the small embryos. In some of the pairs the difference in the size of the cells of the roof of the segmentation cavity is so slight that it does not appear to be as great as was the original difference in size between the eggs themselves, but this is a point most difficult to determine.

At the time when the blastopore finally closes the ectoderm cells of the medullary plate and the underlying mesoderm and endoderm cells are smaller in the dwarf embryos and the yolk-cells of the yolk-mass are very decidedly smaller.

In older embryos I have found it difficult, owing to the small size of the cells, to make out any decided difference, but I have no reason to suppose that the conditions here are different from the preceeding, only that as the cells get smaller the difference in size is harder to detect.

From these observations, that need not be given in extenso, it appears that the smaller eggs produce smaller cells. The evidence is not sufficient to establish, however plausible it may appear, that the cells are proportionately smaller. In fact, the evidence, as far as it goes, rather indicates that the cells stand somewhere between the normal and the proportionately reduced size.

The same theoretical question that is here involved I have already considered from two other points of view. I compared the size of the cells of a half-embryo of the sea-urchin, that had developed from one of the first two blastomeres, with the size of the cells of

the normal embryo, and found that the half-embryo is made up of cells of the same size as those in the normal, whole embryo. There are, therefore, only half as many cells in the half-embryo and these are, in comparison with the normal embryo, twice too large.

In the second place I discovered that there is a definite relation between the number of times that the segmentation nucleus divides and the size of the piece of protoplasm in which it is contained. The eggs were shaken into pieces, after they had been fertilized, and the development of pieces of different sizes was followed. It was found that the number of times that the segmentation nucleus (and its products) divide is strictly determined by the size of the piece — the larger the piece the greater the number of times it divides. I also observed that even at the two-cell stage of a fertilized fragment the new nucleus in each blastomere is smaller than the nucleus of one of the first two blastomeres of the normal egg. In other words, the size of the nucleus is influenced by the size of the cell in which it is contained, even when the number of chromosomes remains the same. This relation has often been observed and commented upon by workers in the field of cell-lineage, but the experimental proof shows that this relation is not a regulation that is peculiar to the kind of division that is taking place, was might be claimed for the cases of normal cleavage, but is due directly to a regulation between the amount of protoplasm and its contained nucleus.

Comparing these results from the sea-urchin's egg with those described here for the dwarf eggs of the frog we find the following differences in the two cases. The isolated blastomere of the sea-urchin divided as many times as it would have done had it remained in contact with its fellows. The number of its divisions appears to be regulated by a size-relation between the nucleus and the protoplasm around it. Both the nuclei and the cells become smaller as the cleavage proceeds, but the cells are reduced in size proportionately faster than the nuclei. At last a stage is reached when a certain fixed relation of size is attained when further division for this stage of the development comes slowly to an end. The nucleated fragment of an egg also continues to divide until the same relation is established (without having divided as many times as the whole egg divides). The cells that result are, in relation to the size of the piece, proportionately larger than those of the whole egg (although they may be actually even a little smaller). This may be connected with the reduction in size of the first formed nuclei after

the first division. All the subsequent nuclei are smaller than those of the same divisions of the full-sized egg.

The dwarf eggs of the frog, on the other hand, produce cells smaller than the normal; i. e., they appear to be organized on a smaller scale, and tend to produce approximately the same number of cells that are present in the full-sized embryos. Whether they actually do produce as many cells, or only show a tendency in that direction, is, as I have said, difficult to decide with certainty. The outcome, however, appears to be in principle different from that in which a part (isolated blastomere or egg-fragment) develops. In the latter case the cells are of the same size as are those of the whole egg, and are therefore proportionally larger for the size of the small embryo than are the cells in the whole embryo. In the small, dwarf egg the cells tend to become proportionally of the same size as are those of the full-sized embryo.

Extreme Forms of Spina Bifida (Ring-Embryos).

One of the most common forms of abnormal development of the frog's egg is brought about by the failure of the lips of the blastopore to unite over the yolk, which is the result of the inability of the yolk to draw inwards at the time when the blastoporic lips are ready to move forward. All stages in the extent to which this process occurs may be found in almost any series of eggs in which the yolk has become injured by one means or by another. The most extreme cases are those in which the halves of the embryo are completely separated, uniting only at the head and tail ends as described by Roux ('88), Hertwig ('92), and myself ('93). From the evidence furnished by these embryos Roux concluded that the primordium of the embryo lies around the equator of the egg, and that the material out of which the embryo is formed extends at first on each side over nearly 180 degrees of the surface of the egg. To this conclusion I have taken exception. In the first place on the grounds that the embryo itself is not more than 120 degrees in length at the time when it first appears. In the second place an important consideration in the early development of the embryo has been overlooked. During the segmentation of the egg there is a transfer downwards of material around the sides of the upper hemisphere which is due, in part at least, to the enlargement of the segmentation cavity. There is also an extensive differentiation at the sides lead-

ing to the formation of ectoderm and of mesoderm below the equator of the egg. If either the downward transfer of material, or the later differentiation downwards of the ectoderm and mesoderm is prevented or delayed the embryo may appear higher up on the egg, — developing presumably, in part at least, out of the same material from which the normal embryo develops. Hence the position of these ring-embryos on the egg is not a safe criterion as to the position of the material of the normal embryo before the time that the medullary plate develops. If, however, we assume that the transportation of material downwards during the cleavage, and also the formation of embryonic material below the equator, is interferred with, we can explain how it is that the ring-embryos may actually appear above the equator of the egg.

Another question of interest in this connection is whether the material of the sides, when it is as widely separated as in these ring-embryos, may not form more than half an embryo on each side. I have shown, in fact, that when one side of the egg is seriously injured the other side may produce more than a half structure. In looking over a number of egg that had been rotated in a centrifugal machine (at the rate of 170 to 200 revolutions per minute, and at a distance from the axis of rotation of from 5 to 20 inches) I found the two embryos drawn in Figs. 18—20, 19—21, in which in surface view, as seen in these figures, it appears as though possibly more than a half of an embryo lies along each side of the exposed yolk. These embryos were examined by means of sections, and although it turned out that each side is not a whole structure, as the surface views might seem to indicate, yet some other peculiarities were observed that make it worth while, I think, to give a somewhat detailed description of the two cases. I have already described a number of embryos from the centrifugal machine, none of which were as extreme forms of spina bifida embryos as these. On the other hand I have obtained as extreme forms as these in salt-solutions, and even in bunches of eggs insufficiently supplied with oxygen.

The more extreme of these two embryos is shown in Figs. 17, 18, 20. The yolk portion of the eggs, when turned upwards as in Fig. 18, is surrounded by a thickened black border. This is the medullary plate with a groove along its upper surface. It is owing to this groove that each side has the appearance, in surface view, of forming a small, but whole medullary plate. There is another

deeper groove, just within the border of the yolk, which sections show is the beginning of the archenteron of the sides. At the posterior end of the embryo the grooves of the sides come together, and a rather wide and deep pit is formed in this region.

This embryo was cut into cross-sections. Sections taken at any point in the middle region of the embryo are like the one drawn in Fig. *A*. In this it is seen that the yolk is exposed over a broad area between the two halves of the half medullary plates. The outer edge of the yolk just inside of the medullary plates dips downwards to form a rather deep groove, the archenteron. Outside of the groove there are a few meso-endoderm cells which are continuous with the ectoderm of the medullary plate. No notochord could be found in any of the sections. The mesoderm is a broad band lying between the yolk and the ectoderm.

Towards the posterior end the yolk-mass sinks down in the middle, the archenteric grooves at the sides become deeper; and still further back they extend across the middle line, as the yolk mass sinks down, and form here the deep groove seen on the surface. The two half, medullary plates meet behind this region. It is evident in this embryo that the halves are separated throughout their whole length, and that a whole medullary plate is not formed on each side as the surface view seemed to show.

It would be erroneous to conclude from embryos of this sort, as I have pointed out above, that in the normal embryo the medullary plate is formed out of material that is separated throughout its entire length, or that the halves of the embryo encircle as great an area of the surface of the egg as in this ring-embryo. Owing to the change in shape of this embryo its medullary folds appear longer than when first laid down. It is more difficult to account for the shortening of the anterior part of the medullary plate in this embryo (and this is a characteristic shown to a greater or less degree by all ring-embryos). The peculiarity is due, I think, most probably to the fact that the dorsal lip of the blastopore appears higher up on the egg than in the normal embryo, and this, in turn, is the result of the lack of downgrowth of material, as already described. In consequence much of the region out of which the head of the normal embryo is formed is not present in front of the dorsal lip of the blastopore, and as a result the anterior end is correspondingly shortened, although the sides of the embryo may be even longer than the normal. In a sense the material that forms part of the

sides may represent, to some extent, material that in the normal embryo would become part of the head region, but only to a limited extent.

The other embryo has a smaller exposure of yolk, which is due largely to the advance of the ventral lip. In other respects the surface view resembles that of the last embryo. The cross-sections present several points of interest. A section through the anterior end of the medullary plate, where the sides have just come together, is represented in Fig. *B*. The medullary plate bends in here, and on one side the optic vesicle pushes out towards the surface. On the other side of this section there is a hollow ingrowth of the surface ectoderm that represents the blastema of the right ear, and a few sections further back the blastema of the left ear is present (the sections being cut somewhat obliquely). In sections further forward I can not identify any thickenings to form the lenses of the eyes. The infundibular ingrowth of ectoderm is well developed in these anterior sections. A few sections further back than the one here figured show the halves of the medullary plate drawing apart, and the notochord appearing on each side, as in Fig. *C*. Towards the posterior end of the embryo, Fig. *F*, the lateral grooves of the archenteron become deeper, the yolk projects less and finally the sides of the embryo come together across the middle line. The half medullary plates, that have become smaller, meet, and posterior to this region the deep groove seen on the surface is indicated by a depression of the ectoderm, Fig. *D*. In this region the mesoderm from the sides also meets across, and there is present a small archenteron in the yolk that opens out more anteriorly on the surface. A few sections further back, the surface groove deepens and then unites with the posterior extension of the archenteron, as shown in Fig. *E*. This opening is the anus. What appears to have happened in this posterior region is this: — A posterior backgrowth of the archenteron under the ventral lip has taken place. The sides of the ventral lip have grown forward and have met above the yolk, the groove on the surface indicating their line of union. Whether a posterior opening has remained behind, or a new one has formed cannot be determined at so late a stage. The groove on the surface can not be interpreted as equivalent to the very small groove in the normal embryo that appears behind the blastopore, after the blastopore, which remains for a time as the neurenteric canal, has become reduced to a small opening. The anus is formed, it is true, at the posterior end of the groove in the normal embryo as a new opening, but there

was left no groove on the surface as the ventral lip advanced. In the abnormal embryo the large depression on the surface represents the line along which a fusion of the posterior sides of the embryo have united over the surface of the yolk and not the groove of the normal embryo behind the neurenteric canal.

ZIEGLER in his recent, »Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbelthiere« describes the normal process of closure of the blastopore of the frog as taking place in the following way: — When the last trace of the yolk-plug has disappeared within the small blastopore the lateral lips of the blastopore come together and fuse, leaving the anterior end open as the neurenteric canal and the posterior end as the anus. The dark groove seen on the surface represents the line of union of the lateral lips. This description is erroneous for the frog, although it is exactly what takes place, as I have shown, for *Amblystoma*. I have examined a great number of sections through frog embryos at the time when the blastopore is overarched by the medullary folds, and find that when the neurenteric canal is just overarched (it is the only part of the blastopore that is left open after the yolk-plug has been withdrawn) and the anus has not broken through, the archenteron has no posterior opening. This could not be the case if ZIEGLER's description is correct. Moreover an examination of the relation of the anus to the archenteron will show that ZIEGLER's description must be wrong, for the anus opens at the posterior end of a posterior saclike extension of the archenteron which lies some distance behind the first position of the blastopore. In 1889 I described this mode of development, and since then I have re-examined the same preparations and new ones also, and find my account entirely correct. SCHANZ had in 1887 given an exactly similar description of the closure of the blastopore which account by an unfortunate oversight I failed to see, and did not refer to in my paper. My results have, therefore, at least the value of independent observations, although the credit for first giving an exact account of what takes place belongs to SCHANZ. The ventral lip moves forward over the region in which the anus will form, and, in fact, helps to form the posterior pocket of the archenteron, (which is probably deepened also by the pulling in of the yolk-cells in this region). The anus is a new invagination, and the little groove on the surface is also new, although I will not deny that the groove may sometimes be faintly marked as the blastopore undergoes the final stages of its closure.

To return to the abnormal embryo represented in Figs. 18 and 19. I have pointed out that the anterior single portion of the medullary plate is very short, and yet the optic vesicles are present at its anterior end, and the infundibulum turns in just in front of the termination of the plate. It is evident, therefore, that this part must really represent the anterior end of the fore-brain. It will also be noticed that the two ears lie almost at the level of the optic vesicles, and are therefore very far forward as compared with the optic vesicles. This supports strongly the point that I have tried to make above, namely, that the brain region is very much shortened in these embryos. I have further interpreted this to mean that there has not taken place the normal downgrowth of material from which the anterior part of the medullary plate develops in the normal embryo.

Summary.

1) The eggs of the frog in which the first furrow divides the material as unequally as in Figs. 1 and 3 may give rise to a normal embryo.

Irregular division like that shown in Figs. 6 and 7 and in Figs. 8 and 9 is probably due to polyspermy.

An analysis of the results published by Morgan and Boring[1]) suggests the hypothesis that those exceptional cases ($8^1/_2$ per cent) in which the first plane of cleavage is at right angles to the median plane of the gray area, are due to a secondary rotation of the contents of the egg that carries the spindle into a new position. The median plane of the embryo of the frog appears to be established by the plane of symmetry in the protoplasm, and may coincide in these cases either with the first plane of cleavage or with the median plane of the gray crescent according to which influence predominates; i. e., according to which plane of symmetry is the more potent.

The position of the spindle in the cell appears to be determined by movements of the protoplasm, and these in turn may be the result of different internal and external conditions. It is improbable that the cause of the protoplasmic movements is the same for all kinds of cells.

2) The evidence in favour of the view that gravity determines the position of the gray area, and hence of the median plane of the

1) This Archiv. XVI. 1903.

embryo of the frog, does not preclude the possibility that if gravity is removed, as in Kathariner's ('03) and in my own experiments ('03), the embryo may have its median plane determined by some other factors.

3) The half embryo represented in Fig. 26 was obtained by sticking with a hot needle one of the first two blastomeres before the first furrow had completed itself. The method of formation of an embryo of this kind, (see cross-sections *G*, *H*, *I*), is illustrated by the diagrams shown in Figs. 13, 14, 15. The head of the embryo is nearly a whole structure and this is not due to a half head being first laid down which then completes itself on the inner side, but the head is from the beginning laid down nearly symmetrically in the material in front of the first position of the dorsal lip of the blastopore.

An analysis of the conditions present when a half-embryo develops leads to the view that when such a half-embryo is first formed the uninjured material of the other side can not be used to produce the missing half, unless it has also first gone through the regular process of gastrulation at the time when the uninjured half has gastrulated.

4) Dwarf eggs of the frog are sometimes found whose volume may be no greater than half that of the normal egg. These dwarf eggs correspond, therefore, in volume to one of the first two blastomeres. They give rise to normal dwarf-embryos. The cells in these dwarf-embryos are smaller than those in full-sized embryos, indicating that the small eggs tend to pass through the same number of divisions as does the normal egg. The isolated blastomere of the sea-urchin's eggs on the contrary produces only half as many cells as does the whole egg.

5) Extreme forms of spina bifida, — ring-embryos —, show that the medullary plate may be divided to nearly its anterior end. It would be erroneous to conclude from this condition that in the normal embryo the dorsal lip of the blastopore begins near the anterior end of the brain and that the rest of the embryo is formed by concrescence. The difference in the two cases can be accounted for on the assumption that in the ring-embryos the downgrowth of material during the late cleavage-stages, which takes place in the normal egg, fails to occur, and in consequence the embryo develops higher up on the egg.

Bryn Mawr College, March 21, 1904.

Zusammenfassung.

1) Die Froscheier, bei denen die erste Furche das Material so ungleich teilt, wie Fig. 1 und 3 zeigen, können einem normalen Embryo zum Ursprung dienen.

Unregelmäßige Teilung, wie in Fig. 6 und 7 und in Fig. 8 und 9, beruht wohl auf Polyspermie.

Eine Analyse der Resultate von MORGAN und BORING führt zu der Hypothese, daß die ausnahmsweisen Fälle (etwa $8^1/_2$%), in welchen die erste Teilungsebene rechtwinklig zur Mittelebene des grauen Feldes steht, auf einer sekundären Rotation des Eiinhalts beruht, welche die Spindel in eine neue Lage bringt. Die Medianebene des Froschembryos scheint durch die Symmetrieebene im Protoplasma im voraus gegeben zu sein und kann in diesen Fällen entweder mit der ersten Furchungsebene oder mit der Medianebene des grauen Feldes zusammenfallen, je nachdem der eine oder andre Einfluß der stärkere ist, d. h. je nach der größeren Potenz der einen oder der andern Symmetrieebene.

Die Stellung der Spindel in der Zelle scheint durch Protoplasmabewegungen bestimmt zu werden, und diese können wiederum das Ergebnis verschiedener innerer und äußerer Bedingungen sein. Es ist unwahrscheinlich, daß die Ursache der Protoplasmabewegungen für alle Arten von Zellen dieselbe ist.

2) Die augenscheinlichen Beweise zugunsten der Annahme, daß die Schwerkraft die Lage des grauen Feldes bestimmt und somit auch die Lage der Medianebene des Froschembryos, schließt die Möglichkeit nicht aus, daß nach Ausschaltung der Schwerkraft (wie bei KATHARINER [1903] und meinen eignen Versuchen [1903]) die Medianebene des Embryos durch einige andre Faktoren bestimmt werden kann.

3) Die in Fig. 16 abgebildeten Halbembryonen wurden durch Anstechen einer der beiden ersten Blastomeren vor Vollendung der ersten Furche erhalten. Die Diagramme Fig. 13, 14, 15 zeigen die Bildungsweise eines derartigen Embryo (Querschnitte *G*, *H*, *I*). Der Kopf des Embryo ist nahezu eine Ganzbildung, die nicht etwa durch nachträgliche Komplettierung einer ursprünglich halben Kopfanlage an deren medialer Seite zustande kam, vielmehr wurde der Kopf von Anfang an nahezu symmetrisch in dem nach vorn von der ersten Lage der dorsalen Blastoporuslippe gelegenen Material angelegt.

Eine Analyse der die Entstehung eines Halbembryo beherrschenden Bedingungen führt zu der Ansicht, daß, wenn ein solcher Halbembryo zuerst gebildet wird, das unbeschädigte Material der andern Seite nicht zur Hervorbringung der fehlenden Hälfte verwendet werden kann, ohne daß es gleichfalls zuerst den regulären Gastrulationsprozeß zu der Zeit durchlaufen hat, in der die unverletzte Hälfte gastruliert hat.

4) Bisweilen findet man Zwergeier beim Frosch, deren Volumen nicht größer sein kann als das halbe der normalen Eier. Das Volumen dieser Zwergeier entspricht also dem von einer der beiden ersten Blastomeren. Aus ihnen entstehen normale Zwergembryonen. Die Zellen in diesen Zwergembryonen sind kleiner als die in Embryonen ganzer Größe, ein Anzeichen, daß die kleinen Eier dieselbe Anzahl von Teilungen zu durchlaufen haben, wie die normalen Eier. Die isolierte Blastomere der Seeigeleier produziert dagegen nur halb so viele Zellen, wie das ganze Ei.

5) Extreme Formen von Spina bifida — Ringembryonen — zeigen, daß die Medullarplatte bis nahe an ihr vorderes Ende geteilt sein kann. Es würde ein Trugschluß sein, deshalb anzunehmen, daß im normalen Embryo die dorsale Blastoporuslippe nahe am vorderen Ende des Gehirns beginnt und daß der Rest des Embryo durch Concrescenz entsteht. Dem Unterschied der beiden Fälle kann durch die Annahme Rechnung getragen werden, daß bei den Ringembryonen das Herabwachsen des Materials in den letzten Furchungsstadien ausfällt, welches bei normalen Eiern stattfindet, so daß bei jenen der Embryo höher oben am Ei sich entwickelt.

The Relation Between Normal and Abnormal Development (IV), as Determined by Roux's Experiment of Injuring the First Formed Blastomeres of the Frog's Egg.

By

T. H. Morgan and Ellen Torelle.

With Plate XXXIII.

Eingegangen am 25. April 1904.

The object of the experiments described in the following pages was two-fold. In the first place we wished to make an examination of the immediate results of the operation, first carried out by Roux, of injuring with a hot needle one of the first two (or, in some cases, two of the first four) blastomeres of the frog's egg. In the light of the discussion that has taken place in the last few years in regard to the outcome of this operation it seemed worth while to make a careful examination of the eggs soon after they had been injured, in order to discover just what is accomplished by injuring the eggs with a hot needle. We wish to lay more emphasis on this side of our results, although we have also examined the later stages of development as well.

In the second place, we have carried out another series of operations which involves a different set of questions although at the same time the question as to the immediate results of the injury is the same here as in the first case. The presence of the »gray area« makes it possible to determine which of the first formed blastomeres lie on that side of the egg that usually gives rise to the head end of the embryo. By injuring them with a hot needle their development can be delayed, or even prevented, and the question arises whether under these circumstances the two »posterior blastomeres« will give rise to the posterior end of an embryo. Roux has also

carried out a few experiments of this kind. He thought it probable that the uninjured part of the egg gives rise to the posterior part of an embryo — a suggestion that HERTWIG has rediculed, although, as will appear, without sufficient justification.

Into the controversies that have arisen over this experiment we have no wish to enter. In a sense the experiment has become a classic one in the study of experimental embryology, for, through it, ROUX was lead to some important generalizations, which (together with the earlier experiments of PFLÜGER on the frog's egg) have been the point of departure for much of the later work.

ROUX's early experiments were made by making a needle quite hot and sticking with it two or three eggs successively. He states that, in this way, while the needle may have been too hot for the first egg, and too cold for the last one, in the second case it may have been at the temperature best suited to kill the injured blastomere but not to injure the other one; or the first egg may have been best in some sets, and the third in others. In this way, it may be true, a larger percentage of half-embryos may be obtained, but this method will not recommend itself when it is necessary to find out what changes the injury brings about in the egg, since it is not possible to tell, even approximately, which eggs have been injured to the same extent, and the subsequent development depends largely on the extent and the kind of injury caused by the hot needle. We have therefore adopted a somewhat different procedure. It was first determined by experiment about how hot the needle must be in order to insure that the injury be as great as possible to one blastomere without injuring the other. If the needle were made hotter than this, both blastomeres were usually killed or injured; if less, the blastomere that is stuck will later continue, often irregularly it is true, to divide. It is difficult, in fact, to prevent segmentation from taking place, though it is often confined to the upper region of the injured blastomere.

The crudeness of this method of killing one of the blastomeres will we believe impress itself on any one who familiarizes himself with this experiment. Compared with the precision with which experiments can be carried out on the eggs of the sea-urchins, ctenophores, cerebratulus, and other marine forms, the experiment is primitive in the extreme. We may anticipate one of our conclusions and state here that we have been much surprised to find how difficult it is to injure, or at least to kill, the nucleus of the

injured blastomere. Its small size, and the fact that it lies so deep in the protoplasm, probably accounts in part for its escape from the effects of the heated needle, which is no doubt greatly cooled before it reaches the region of the nucleus. Nevertheless, comparing all our results with those of ROUX, we believe that the injury that we have made is as serious, if not more so, than that which he brought about.

In the spring of 1902 one of us operated on over four hundred eggs of *Rana palustris* at the two-, and four-cell stages. The needle was intentionally made very hot and in consequence most of the eggs were completely killed; so that of those that survived it was quite certain that almost the maximum injury that they will stand had been done to them. In the best lots only from four to ten eggs out of each fifty turned out well. All of the eggs were kept under observation for several hours after the operation. It was found that when the needle was thrust into the egg as much as 45 degrees, or more from the top of the first furrow, that the upper part of the injured blastomeres almost invariably split off small cells, showing that the nucleus had not been seriously injured, if injured at all. When the needle was thrust in nearer to the top of the egg, some of the protoplasm of the other blastomere was generally injured although, as stated above, the nucleus nearly always escaped serious injury.

In those cases in which the anterior two of the first four blastomeres were stuck the eggs were separated into two lots. In one lot, a), the injured half had subsequently divided (generally only at the top at first). The posterior lip of the blastopore appeared later on the uninjured side, but its appearance was generally delayed, and usually a pigmented line extended on one or both sides into the region of the injured half, where subsequently a dorsal lip sometimes appeared. When no segmentation took place in the injured cells, lot b), most of the egg died without forming a blastopore. In a few, a posterior lip appeared, but again it seemed that this took place in only those cases (possibly with rare exceptions) in which some evidence of the lateral lips could be detected on the injured half of the egg, showing that this part had not been completely killed.

In a few other experiments the two posterior blastomeres were stuck. If the injury was not too extensive, the anterior uninjured half of the egg produced a dorsal lip (as in the normal egg),

which grew downwards towards the injured half. Whether a half anterior embryo would develop in such cases, as ROUX claims, or a whole embryo of half size, i. e., one reduced proportionately to the half size of the material, could not be determined definitely. No doubt either result might take place, depending upon whether or not the protoplasm shifted in the uninjured blastomere, and also possibly depending upon the extent of injury done to the injured cells, although this is more uncertain.

Another possibility, which does not seem to have been fully considered heretofore, was also taken into consideration. An attempt was made to see if the results obtained are different if the operation is made at a time when the first cleavage furrow has just appeared, or if made at a time when the cell-wall has divided the contents of the egg into two parts. In the former case it is conceivable that the operation might prevent the further formation of the cleavage-furrow, and at the same time kill one of the first two nuclei, in which case the contents of the egg would remain continuous, so that the injured side might become incorporated into the other half, a »postgeneration« of a rather unique kind. In fact, if sticking the egg before the cleavage plane has passed through prevents the further advance of this furrow, then it must often occur that the interior is continuous from side to side, because as a rule the first furrow is not usually completed until just before the second furrow appears, and it is during this time that the operation would be carried out. It has been shown by one of us that the development of the second spindles goes on during the time that the first furrow is completing itself. They may develop so far that the chromosomes have divided at the equatorial plate by the time that the first furrow has reached the lower pole.

The experiment showed that when one side was stuck before the furrow had gone very far that the furrow completed itself. This might have been anticipated had it been known how seldom the nucleus of the blastomere is killed, and indeed it is not improbable that the division of the protoplasm might have completed itself even if the nucleus had been actually killed[1]). The question of the importance of the cell wall will be later considered from a somewhat different point of view.

---

[1]) As in those cases in which a piece of a dividing egg or of a protozoon is cut off and the division completes itself in the non-nucleated piece.

During the spring of 1903 we repeated these experiments and in the autumn and winter about 125 of the best eggs that had been preserved in various stages were sectioned.

In fifty-five eggs, one of two blastomeres were stuck; in seventy five, the two anterior of the first four blastomeres had been operated upon. Some eggs were preserved in formalin; but the greater number were killed in corrosive-acetic and preserved in alcohol. With the exception of about a dozen slides which were stained in DELAFIELD's haematoxylin followed by Orange G, the sections were stained in borax carmine followed by Lyon's blue.

The injured eggs were killed at regular intervals; either immediately after the operation, so that the effects of the injury could be noted; or after one-half, after one, two, three, four, six, seven, or eight hours. None were killed after the eight hour interval until twenty-four hours had elapsed, and after that, eggs were allowed to develop one, two, three, and five days.

The needle was heated before each operation and applied at a point in the periphery as near as possible to the supposed position of the nucleus of the blastomere to be operated upon. Sections show, however, that it is seldom possible to kill the nucleus of the cell that is stuck, and very difficult to prevent injury being done to the protoplasm of the blastomere which is not operated upon. It is also practically impossible by this method to injure two of the four blastomeres exactly in the same way, or to the same extent, so that as will be seen hereafter the subsequent development of eggs, similarly operated upon, may be different. It is therefore impossible to obtain successive stages of development for comparison; i. e. out of serial sections of one hundred and twenty-five eggs, no one series can be used to absolutely determine what has taken place in an earlier or later stage of development in another series.

The results of the operation can be described under two heads:

1) Effects upon the nucleus.
2) Effect upon the protoplasm and yolk.

The nucleus of the injured blastomere is sometimes, although rarely killed. In about 10 per cent of the blastomeres operated upon, there is little doubt that the nucleus had been killed. The nucleus may remain uninjured, dividing normally; or it may become fragmented or vacuolated. When the nucleus remains uninjured, it divides normally even in greatly injured protoplasm. The maximum

of injury to the protoplasm in which the nucleus can still divide cannot of course be determined from the sections. Karyokinesis is clearly seen to take place in the injured as well as in the uninjured cells, until the beginning of gastrulation. In cases of vacuolisation, the nuclei become large and clear and threads and dots are seen in them. Sometimes the chromatin is aggregated at the side of the nuclear membrane. No division of these nuclei has been discovered although all the nuclei in the cellulated portion may be vacuolated. In early developmental stages, the nuclei are surrounded by dense pigment, and the nuclei themselves are large and do not stain deeply. In blastula and gastrula stages less pigment is present around the nuclei, and the latter are small and stain deeply.

The protoplasm appears to be less resistent than the nucleus to heat and to mechanical injuries. The protoplasm may be displaced, and a streaming movement seems frequently to follow the operation with a hot needle. In some cases, the walls between the injured and uninjured blastomeres are broken down, bringing about a mingling of the protoplasm. From this it is obvious that nucleolisation of the injured from the uninjured blastomere might easily take place, if the nucleus of the injured blastomere were killed or its division delayed. In an egg so injured there is no evidence to show that the regular sequences of division follow; but sections do show that a small part of an egg, interiorly situated may become cellulated without giving any external evidence of the fact. Vacuolisation does not prevent the protoplasm from forming cells: on the contrary, greatly vacuolated protoplasm becomes cellulated and passes through the various developmental stages to the gastrula, beyond which it has not been observed. The protoplasm of the exovates is also frequently seen to become cellulated, the cell-division continuing for several days.

The yolk is easily injured and becomes disorganized as a result of comparatively slight injuries. Division of the protoplasm follows nuclear division in the majority of cases; but nuclear division in the injured yolk frequently takes place without a corresponding division of the yolk. The peripheral portion, richer in protoplasm divides first in case of injury, and then division proceeds towards the interior of the yolk.

In eggs killed immediately after the operation it is not possible to tell whether the nucleus of the operated blastomere has been killed. After an hour or more its condition can be more accurately ascertained.

Since it is practically impossible, with the method employed to injure all eggs in the same way or to the same extent; and since the subsequent history of an egg depends largely upon the extent of the injury, it is difficult to make a general statement of results. Therefore, in the following account, where a detailed description is given, the conditions in some individual eggs are taken as more or less typical of the conditions in all, although many different combinations of conditions will remain unnoticed. The blastomere which has been operated upon is spoken of as »injured«; the blastomere not operated upon as »uninjured«.

Eggs killed immediately after the operation or ten minutes later show one or more of the following conditions:

Egg no. 1. No visible effect except an outflow of substance, and a heavy deposit of pigment in the injured region.

Egg no. 2. The wall between the injured and uninjured blastomeres has become ruptured, and a mingling of the contents of the two blastomeres has followed.

Egg no. 3. The division-wall in this egg, stuck three-fourths of an hour after segmentation began, has disappeared. The nucleus of the uninjured blastomere is in karyokinetic division. The condition of the nucleus in the injured blastomere cannot be made out with certainty.

Egg no. 4. In the interior of the egg, in the region of the nucleus, there are rather large areas of granular material, the origin of which is not clear. The nucleus of the uninjured blastomere is apparently uninjured and in process of division. The condition of the nucleus in the injured blastomere could not be ascertained.

When killed one-half hour after the operation the conditions appear to be similar to those described in eggs killed immediately. In some cases, the nucleus, but not the protoplasm of the operated blastomeres has divided, while the uninjured blastomeres show normal division. The granular areas already spoken of are often conspicuous. Injury to and displacement of the wall between injured and uninjured blastomeres as seen in Fig. 1 is frequent and in one case, at least, the yolk-parts had become continuous.

After one hour, the egg may appear to be in the same condition as those killed immediately after the operation; or the uninjured blastomeres may have divided normally, the injured abnormally, according to the extent of the injury. In this series the following conditions were found in three eggs:

Egg no. 1 (Fig. 2). Two of four blastomeres were stuck. The division of the nucleus and of the protoplasm has proceeded normally, the division taking place regularly but more slowly in one of the two injured blastomeres. In this blastomere, the nucleus only has divided preparatory to the fourth division while in the uninjured blastomeres the protoplasm also has divided.

Egg no. 2. One of two blastomeres had been stuck. No nucleus found in the injured blastomere. Nuclear division had taken place in the uninjured blastomere.

Egg no. 3. One of two blastomeres had been stuck. The wall between the injured and the uninjured blastomere had been drawn toward the point of injury and the nucleus and protoplasm of the injured blastomere had been displaced.

After two hours, the protoplasm in the uninjured blastomeres had divided, the nuclei of the injured blastomeres had also divided, but the protoplasm showed peripherally, indentations only, not complete division.

In other eggs no changes seem to have taken placc that are different from those shown when the egg was killed at once. For this series, the following cases will indicate the results:

Egg no. 1. In this egg, the two anterior of the first four blastomeres had been stuck. In the two injured blastomeres, nuclear division had taken place, but the protoplasm gave no indications of division. One of the uninjured blastomeres had divided regularly and corresponded to the normal 16-cell stage; the second uninjured blastomere exhibited irregular indentations of the protoplasm only, but not complete division. The nuclei appeared normal and were surrounded by pigment. The cell-wall between the first two blastomeres could not be found.

Egg no. 2. One of two cells had been stuck. No division of the nuclei or protoplasm had taken place since the injury was made. The wall between the injured and the uninjured blastomeres had been ruptured in the middle third of the egg.

Egg no. 3. The wall between the two uninjured blastomeres has become greatly displaced, but is not broken. The wall between the two injured blastomeres has disappeared except in the middle of the egg where it is present. No nuclear division has taken place in any blastomere.

In sections of an egg killed after three hours, in which one or two blastomeres had been stuck, the uninjured blastomere has divided

normally and the nucleus of the injured half has divided several times, but no division of the protoplasm has followed. In sections of an egg where two of four cells had been operated upon, the walls had been broken down effecting an interchange of material between the injured and uninjured blastomeres; nuclei in karyokinetic division were seen, but neither protoplasm nor yolk have divided.

An egg killed four hours after an operation on one of two blastomeres showed the uninjured blastomere in a stage corresponding to a normal one-half-16-cell stage; i. e., it contained eight cells with the planes of cleavage normal. The nucleus in the injured blastomere had been killed.

In four eggs, in which two of four blastomeres had been operated on, the yolk-part had not divided; in two of these eggs the entire protoplasmic part had divided; in the other two, the more protoplasmic part was nucleated but not cellulated.

After six hours, an egg in which one of two blastomeres had been stuck showed no indications of cell-walls, but several nuclear divisions had taken place. In another, the upper hemisphere had divided and appeared like that of a normal morula; no division of the yolk could be made out, although a few nuclei were seen in it. The middle of the yolk had become disintegrated.

In an egg killed after six hours, in which two of four blastomeres had been stuck, no cell-walls could be seen, but the nuclei were dividing. In another, the entire upper half of the uninjured blastomere had divided, and corresponded to a normal 16-cell stage, but the yolk contained no nuclei.

Fig. 3 represents a section through an egg in which two of four blastomeres were stuck. The demarcation line between one injured and one uninjured blastomere is very distinct, as seen in the figure. The uninjured blastomere has divided normally and delamination has begun. The nucleus of the injured blastomere has divided and the nuclei are surrounded by dense pigment deposits, but no cell-formation has followed. In sections through the other injured and uninjured blastomeres of the same egg (not figured) the more protoplasmic part of the injured blastomere has divided, the yolk is nucleated but undivided. This egg illustrates the complexity of the conditions following an injury to two of four blastomeres and shows how unsafe it is to draw conclusions from comparatively late stages of development only; for, in the blastula and gastrula stages, the boundaries between the blastomeres become less distinct, and it is

impossible to determine absolutely the origin of certain cells the position of which leaves their origin in doubt.

After seven hours, when two of four blastomeres had been stuck, the uninjured blastomeres exhibited an irregular division corresponding to the normal morula-stage, while a few cells had formed in the injured ones, farthest from the point of injury.

After eight hours an egg in which one of the first two blastomeres had been stuck, shows a great number of nuclear divisions in the upper half of the egg, but the nuclei are vacuolated; granular areas appear in the yolk, and there are indications of cell-division in the lower hemisphere.

Between the eight and twenty-four hour series, no eggs were killed. In sections of embryos killed twenty-four hours after sticking one of the first two cells, the following results were obtained:

Egg no. 1. The walls between the injured and uninjured blastomeres seem to have disappeared, and the entire protoplasm and yolk of the two have become greatly vacuolated; nevertheless, both protoplasm and yolk are nucleated throughout, but no cells have formed in any part. The nuclei are surrounded by pigment.

Egg no. 2. The more protoplasmic part of both injured and uninjured blastomeres has divided, but a blastula cavity has not formed, and the yolk is not nucleated. The cells are round, and those in the interior are sometimes smaller than those at the surface. The nuclei are surrounded by pigment.

Egg no. 3. The more protoplasmic parts of both injured and uninjured blastomeres have become cellulated, and a portion of the yolk adjacent to the cellulated protoplasm has divided. No blastula-cavity has formed, and the cells are round or irregular in outline. The condition of the nuclei could not be ascertained.

Egg no. 4 (Fig. 4). One of two blastomeres had been stuck. The entire uninjured blastomere has divided. The protoplasmic portion of the injured blastomeres is nucleated; the yolk-part is sparcely nucleated. The uppermost portion is divided into cells continuous with those forming the roof of the segmentation-cavity. In the periphery of the injured blastomere and close to the point of injury, at a point farthest from the cellulated parts of the uninjured blastomere, a small group of cells is seen. Since this group of cells is removed from the uninjured blastomere and connected with the other cells by only a single line of superficial and imper-

fectly separated cells, there can be little doubt that the nuclei of these cells have been derived from the nucleus of the injured blastomere. Fig. 5 represents a section of the same egg cut at a different level. This shows the injured part nucleated but not cellulated.

In the following series, two of the first four blastomeres were injured, and the eggs killed after twenty-four hours:

Egg no. 1. The protoplasmic part of the two injured blastomeres has divided into large and irregular cells containing nuclei surrounded by dense pigment. The yolk-part of the injured blastomeres contains a few nuclei, but no cells have formed and a blastula-cavity is not present. The protoplasm of the uninjured blastomeres has also divided irregularly. A blastula cavity is present with the undivided but nucleated yolk as the floor.

Egg no. 2. The injured blastomeres contain a few large scattered nuclei surrounded by dense pigment. Whether cells have been added to the roof of the segmentation cavity from the injured blastomeres cannot be determined. The uninjured part is divided.

Egg no. 3. There is a clear demarcation line between the injured and the uninjured blastomeres. The entire protoplasm and yolk of one uninjured blastomere has divided, a well developed »half« segmentation cavity is found in the cellulated part. The protoplasm of the second uninjured blastomere has also divided, with the exception of a portion adjacent to one of the injured blastomeres in which no nuclei can be seen. The more protoplasmic part of the two injured blastomeres is nucleated and a few cells lying at the edge of the segmentation-cavity, have become separated off.

Egg no. 4. Injured and uninjured blastomeres have divided into about twenty cells. The nuclei appear normal and are surrounded by dense pigment.

Egg no. 5 (Fig. 6). The walls between the two injured and the two uninjured blastomeres are distinctly seen, and is unbroken throughout its extent. The uninjured blastomeres have become cellulated, the cell-walls being indistinct in the yolk-part. A blastula-cavity has formed and presents the appearance of a »half-blastula« cavity. The material of the injured blastomeres is nucleated, the nuclei being surrounded by dense pigment. A single cell has formed at the surface of the more protoplasmic portion of one injured blastomere, not far from the boundary between the injured and uninjured blastomeres. But since the first wall between the two blastomeres gives

no evidence of having been broken, and since this cell is not immediately adjacent to the cells of the uninjured blastomere, it is probable that the cell has formed about a nucleus which originated from the nucleus of the injured blastomere. The exovate is not large and appears to contain no nuclear material.

In eggs killed forty-eight hours after one of two blastomeres has been operated upon, the following results were obtained:

Egg no. 1 (Fig. 7). In this egg the yolk of the uninjured blastomere is not completely divided, the more protoplasmic part, however, is divided into small cells. A large segmentation-cavity is present the roof of which extends over onto the injured side. No nuclei are present in the yolk of the injured side below the level of the injury which is somewhat to the side. Whether the cells of the roof of the segmentation-cavity on the injured side have come from the nucleus of the injured blastomere, or whether the cells of the uninjured side have extended over in this direction, cannot now be definitely determined.

Egg no. 2. The egg is filled with pigment-spots containing, without doubt, nuclei. The only cells present are, curiously enough, those in the region of the injury. The other half and much of the injured part is not cellulated.

When the two anterior of the first four blastomeres were stuck and the egg killed after forty-eight hours, the following conditions were seen:

Egg no. 1 (Fig. 8). Both of the uninjured blastomeres have divided, the boundary between the injured and the uninjured being clearly marked in the yolk-region below the blastula-cavity. In the roof of the cavity, the material of which has divided very atypically, the wall between the blastomeres seems to have disappeared and the material of the blastomeres has become continuous. The injured blastomeres are vacuolated but nucleated. It is not possible to ascertain definitely whether any cells have formed in the more protoplasmic part near the roof of the blastula-cavity. In the uninjured blastomeres an invagination has begun, which is probably the posterior lip of the blastopore.

Egg no. 2. The more protoplasmic parts of both injured and uninjured blastomeres have divided, and exhibit small, round cells, with apparently normal nuclei. The yolk of the injured blastomeres has become nucleated but not cellulated; the yolk of the uninjured blastomeres is cellulated, the nuclei normal, and an invagination,

probably the posterior lip of the blastopore, has begun. The exovate exhibits cells which appear in form and size, like those of the cellulated protoplasmic parts in the blastomeres.

Egg no. 3. There is a clear demarcation line between the injured and uninjured blastomeres. The peripheral portion only of a part of the more protoplasmic region of the injured blastomeres has divided, and the yolk is greatly vacuolated and disorganized. Both protoplasm and yolk of the uninjured blastomeres have divided and the nuclei are small and deeply stained.

Egg no. 4 (Fig. 9). In this egg there is a large segmentation-cavity covered by a roof of small cells (three or four layers deep). The protoplasm and the yolk of the uninjured side is divided into cells that appear to be normal. An indentation on the side, produced by the drawing in of yolk-cells whose outer ends are pigmented, probably represents a blastoporic rim (posterior lip?). The yolk of the two injured cells below the region of injury is entirely without nuclei. This means, either that nuclei of the two injured cells have been drawn out into the exovate (of which there is no direct evidence and which has not been shown in any other case) and the roof of the segmentation cavity has extended over to the other side, or, the upper part of the injured blastomeres have divided and helped to form the roof of the segmentation-cavity, but none of the nuclei have been able to pass through the injured region into the yolk below.

Egg no. 5. The two uninjured blastomeres have divided regularly and exhibit normal cells and nuclei. The peripheral protoplasm of the two injured blastomeres has divided normally, and, together with the two uninjured blastomeres, formed an abnormal gastrula having a very large yolk-plug. The invagination is deep on the uninjured side, and is pigmented, resembling more the posterior end of the gastrula. Only faint traces of the dorsal lip can be seen and even this is uncertain.

Egg no. 6. The protoplasmic parts of the injured and uninjured blastomeres have become greatly vacuolated. A superficial group of cells containing abnormally large nuclei has formed on the top of the egg. There are no other cells. The yolk has become nucleated throughout, but not cellulated. A blastula cavity is not present, but large vacuoles are found in the interior of the egg.

Egg no. 7. The more protoplasmic parts of the two uninjured blastomeres have divided into irregular cells, some of which contain

abnormal nuclei, others apparently normal nuclei. The yolk is vacuolated but nucleated, and in the region adjacent to the cellulated, more protoplasmic parts, it is also cellulated. The protoplasm of the injured blastomeres is cellulated only at the surface and adjacent to the injury, because here the protoplasm has accumulated after the outflow following the injury. The yolk of the injured blastomeres has become nucleated, but no cells have formed.

The embryos killed after three and after five days were all from eggs in which the two anterior of the first four blastomeres had been stuck. A detailed description is unnecessary as the conditions are in many ways similar to those described for the forty-eight hour series, with the difference that some of the eggs had advanced further in development. Among the eggs killed after three days, some had not gone further than the blastula-stage, others had gastrulated. In the greater number, the protoplasm of the entire egg is divided, and the yolk is sometimes nucleated, sometimes non-nucleated, but usually, even when nucleated, not cellulated. In many such embryos, particularly in those which had gastrulated, the nuclei are small, round, and deeply stained, the cells small and regular.

Figs. 8, 10, 11, 12, represent transverse sections through the anterior, middle, and posterior regions of an embryo five days old.

From Fig. 10, which represents a section through the anterior end of the embryo, it is seen that in this region the nerve-plates are almost complete; i. e. the one on the uninjured side appears like that in a normal embryo, while the other is not fully developed. A mesoderm layer has formed on both sides, the one on the injured side being narrower than that on the uninjured side, but continuous with it. Ectoderm and mesoderm cells are small and contain normal nuclei; but some of the yolk-cells are atypical, and their nuclei are abnormally large or surrounded by dense pigment.

Fig. 11 is a section through the middle of the embryo. The nerve-plate of the injured side is greatly reduced in size. The chorda is seen to occupy a median position with respect to the nerve-plates, a position which it would occupy in the normal embryo. Some mesoderm is seen in the more protoplasmic, dorsal side of the injured part, but the cells in the yolk are irregular in form and size and do not form distinct germ-layers. A large area in the interior of the yolk is disorganized.

Fig. 12 shows a section through the region of the blastoporic invagination which extends over to the undivided material of the

injured half, which is nucleated but not cellulated. From the preceding account it is evident that most of our results that are new relate to the earlier stages, for it appeared to us more important to determine what the immediate results of the operation really are, than to make a study of later stages without a sufficient knowledge of what effects the operation really bring about. We have found abundant evidence that in almost all cases the nucleus of the injured blastomere is not killed, and that it subsequently supplies the protoplasm of the injured blastomere with nuclei that become the center of cell-formation. We have found no evidence of a transmigration of nuclei from the uninjured to the injured side, and have not seen anything that would lead us to believe that the injured protoplasm becomes reorganized by nuclei or by cells wandering over from one side to the other as ROUX claims takes place.

The development of the injured blastomeres appears always to be due to the nuclei of those blastomeres. The division may, it is true, be delayed, and in consequence the development of the injured half may lag behind that of the developing half. The sudden appearance of the missing half, described by ROUX is probably due to the fact that the injured half has only been delayed in its development and has not been reorganized from the more active half.

Summary.

Our conclusions are in some respects similar to those of ROUX; in other respects they are different.

ROUX has admitted the possibility of so many processes taking place during reorganisation and postgeneration that it is not surprising to find that many of our results are in harmony with some of his conclusions. Our points of difference consist, therefore, in the main, in eliminating from the result a number of processes that ROUX describes as taking place. It seems to us that much that is obscure in ROUX's account of the processes of revivification, reorganisation and postgeneration is put in a much clearer light when we simply refer all such phenomena to the retarded development of the injured blastomere.

In making any comparison between our results and those of ROUX it should not be forgotten, that, 1) we have worked on a different species of frog; 2) we have operated on eggs at the beginning of the laying period, instead of at the end as ROUX recommends in

order to obtain the best results in postgeneration; and 3) we have intentionally made the operation very severe in order to delay or prevent the development of the injured blastomere as far as possible. With this understanding the following points of resemblance and of difference come to light.

The embryos which Roux calls »half-embryos« appeared in our experiments when one of the first two blastomeres was stuck. We also obtained what appear to be posterior embryos when the two anterior of the first four blastomeres were stuck. Certain limitations should however be put on this statement. It is certain that a blastopore rim appears in the uninjured part, and that this does not appear to be a dorsal lip, but whether it would show the differentiation characteristic of the posterior lip can not be stated definitely, although such appears to be the case, and is best seen when this part becomes continuous with a retarded anterior lip in the injured part.

We have found that the nucleus of the injured blastomere usually continues to divide and supplies the injured protoplasm with nuclei. Around these as centers, cells are often produced which may take part in the formation of the embryo and make it more than »half«. Roux also found that this process takes place, although he lays much less emphasis on this side of the development than we should do. We have not studied in sufficient detail to make a comparison of any value the second and third methods modes of reorganisation described by Roux (viz., the »revivification« of parts of the protoplasm that have been greatly injured, and the growth of the ectoderm from the injured over the uninjured side). The principal point of difference between our results and those of Roux is one of some importance. We have found no evidence of the transmigration of cells or of nuclei from the uninjured to the injured side, and consequently we are inclined to believe that this process plays little or no part in the »reorganisation« (?), or better in the development, of the injured blastomere. Roux has written to one of us that he also is now inclined to lay much less stress on the evidence from this side of his work.

Hertwig repeated Roux experiment and reached conclusions that are in many ways diametrically opposed to those of Roux. It appears to us that the difference in the two cases are due largely to the incompleteness of the experiment performed by Hertwig, in so far as he failed to injure sufficiently the blastomere that was stuck with the needle. In consequence of this, the injured blastomere continued to divide and thus to contribute cells to the embryo. Owing

to this, HERTWIG obtained unsatisfactory results from which we believe he has drawn several erroneous conclusions. His results may also be due in part to the rotation of the contents of the uninjured blastomere after the operation. HERTWIG's failure to obtain »half-embryos« is probably due to the former or to the latter conditions of his method, or to both combined. Later work on the frog, and on other forms as well, has abundently shown that »half-embryos« and even more incomplete parts may be produced.

HERTWIG's contention that the injured part of the egg assumes the rôle of the yolk-material in a meroblastic egg seems wide of the mark, as one of us has pointed out on several previous occasions. We do not think that there is anything in HERTWIG's own results, or in those of others, that gives a basis for such an interpretation. In fact this point of view appears to us to give an entire misconception of what the results of this experiment really are. ROUX's main conclusion in respect to the kind of embryo, »half-embryo«, that is first formed, is we believe correct, provided one blastomere fails to develop. HERTWIG's conclusion that half-embryos do not develop under these conditions is not correct.

On the other hand we agree with much that HERTWIG has said in respect to the so called »revivification« of the protoplasm which ROUX supposes to occur. The development of the injured blastomere appears to us to be due to its own nucleus dividing and supplying the protoplasm with centers around which the protoplasm forms cell-walls.

CURT ZIEGLER has recently given a very thorough and detailed treatment of the results of ROUX's experiment. Our results are in most essential respects in accordance with his; more particularly in that we find no evidence of transmigration of cells from the injured to the uninjured side, and find nothing that indicates a »revivification« of the injured protoplasm by means of wandering cells or nuclei from the uninjured part. If, as now appears to be the case, ROUX no longer wishes to press this point of transmigration of cells, then ZIEGLER's results are not so very different from those of ROUX, as one might gather from the elaborate criticism that he has made of ROUX's work. The most important outcome of the operation, namely the formation of a half embryo from the uninjured blastomere was also obtained by ZIEGLER, who confirms in this respect the earlier results of ROUX, ENDRES and WALTER, and MORGAN.

Our results differ from those of ZIEGLER in certain minor points.

We have paid more especially attention to the immediate effects of the operation and the changes that follow soon after. ZIEGLER's three grades of injury caused by the heated needle represent only in a very general way the principal changes that occur. In reality a much greater variety of results may follow than his classification might lead one to suppose. ZIEGLER admits the possibility of ROUX's third method of reorganization. Our own experiments are, as has been said, inconclusive on this point: — at least while they do not disprove that this may occur yet they show clearly in a number of cases that the superficial cells of the injured half are derived from the nucleus and protoplasm of that half, and have not migrated over from the uninjured part. We should like even to raise the question whether overgrowth of the injured half ever takes place to any extent unless some at least of the superficial cells originate from the injured half itself.

Zusammenfassung.

Unsre Schlüsse sind in einigen Beziehungen denen ROUXs ähnlich; in andern Hinsichten sind sie von ihnen aber verschieden.

ROUX hat die Möglichkeit des Eintretens so vieler Prozesse während der Reorganisation und der Postgeneration zugelassen, daß es nicht überraschen kann, wenn wir manche unsrer Ergebnisse in Übereinstimmung mit seinen Schlüssen stehen sehen. Unsre Differenzen bestehen demnach hauptsächlich in der Elimination einer Reihe von Prozessen aus dem Ergebnisse, deren Eintritt ROUX schildert. Es scheint uns, daß vieles, was in der ROUXschen Aufzählung der Wiederbelebungs-, Reorganisations- und Postgenerationsprozesse dunkel ist, in ein viel helleres Licht gestellt wird, wenn wir alle solche Erscheinungen einfach auf eine Entwicklungsverzögerung der verletzten Blastomere zurückführen.

Beim Vergleich unsrer Resultate mit denen ROUXs muß man nicht vergessen, daß wir 1) mit einer andern Froschart gearbeitet haben, 2) daß wir Eier vom Anfang der Laichperiode benutzten, anstatt vom Ende derselben, wie ROUX empfiehlt, um die besten Postgenerationsergebnisse zu bekommen, 3) haben wir absichtlich den Eingriff möglichst schwer gestaltet, um die Entwicklung der verletzten Blastomere, soweit nur möglich, zu verzögern oder zu verhindern. Bei richtigem Verständnis dieser ebenerwähnten Tatsachen werden die im folgenden erwähnten Ähnlichkeits- und Differenzpunkte ins richtige Licht gesetzt.

Die Embryonen, welche ROUX Hemiembryonen nennt, traten bei unsern Versuchen auf, wenn eine der zwei ersten Blastomeren angestochen wurde. Wir erhielten auch den hinteren Halbembryonen ähnliche Gebilde, wenn die beiden vorderen der vier ersten Blastomeren angestochen worden waren. Immerhin verlangt diese Feststellung eine gewisse Einschränkung. Sicherlich erscheint eine Blastoporusspalte, welche nicht der dorsalen Lippe zu entsprechen scheint, in dem unverletzten Teil, aber ob sie auch die für die hintere Lippe charakteristische Differenzierung zeigt, kann nicht abschließend festgestellt werden, —

wenn dies auch der Fall zu sein scheint, wie am besten zu erkennen, wenn sich dieser Teil mit einer im verletzten Teil verzögert gebildeten vorderen Lippe zu einem Continuum vereinigt. (Roux erhielt auch bloß Semigastrula posterior, keine Hemiembryo posterior. Ges. Abh. II. S. 446.)

Wir haben gefunden, daß der Kern der verletzten Blastomere gewöhnlich fortfährt, sich zu teilen, und das verletzte Protoplasma mit Kernen versorgt. Um diese als Zentren entstehen oft Zellen, welche sich an der Bildung des Embryo beteiligen und ihn zu mehr als einer »Halbbildung« machen können. Roux fand auch, daß ein derartiger Prozeß stattfindet, legt darauf aber viel weniger Nachdruck, als wir tun sollten. Wir haben die Reorganisationsweisen bei der zweiten und dritten Versuchsmethode, welche Roux beschreibt (nämlich die »Wiederbelebung« stark geschädigter Protoplasmateile und das Wachstum des Ectoderms von der verletzten auf die unverletzte Seite herüber), nicht mit genügenden Einzelheiten studiert, um daraus irgendwie bindende Schlüsse zu ziehen.

Der Hauptdifferenzpunkt zwischen unsern und Rouxs Ergebnissen hat eine gewisse Tragweite. Wir haben kein Hinüberwandern von Zellen oder Kernen von der unverletzten auf die verletzte Seite wirklich beobachten können und sind infolgedessen geneigt, diesem Prozeß gar keine oder eine nur geringe Rolle bei der Reorganisation (?), oder besser, bei der Entwicklung der verletzten Blastomere zuzugestehen. Roux hat einem von uns geschrieben, daß er jetzt gleichfalls weniger Wert auf die nach dieser Seite hin gezogene Folgerung aus den nur in zwei Fällen gemachten direkten Beobachtungen zu legen geneigt ist.

Hertwig wiederholte die Rouxschen Versuche und kam zu Schlüssen, welche in mancher Beziehung denen Rouxs diametral entgegengesetzt sind. Es scheint uns, daß der Unterschied zwischen den beiden Fällen in weiter Ausdehnung durch die Unvollständigkeit der von Hertwig angestellten Versuche verschuldet ist, insofern, als er die angestochene Blastomere genügend zu schädigen versäumte. Infolgedessen fuhr die verletzte Blastomere fort, Teilungserscheinungen zu zeigen und Zellen zum Embryo beizusteuern. Aus diesem Grunde erhielt Hertwig nur unbefriedigende Ergebnisse, aus denen er unsrer Meinung nach irrige Schlüsse zog. Seine Ergebnisse können auch teilweise durch die Drehung der unverletzten Blastomere nach der Operation veranlaßt sein. Hertwigs Unvermögen, »Hemiembryonen« zu erhalten, ist wahrscheinlich dem ersten oder dem letzteren Faktor seiner Methode zuzuschreiben, oder beiden zusammen. Spätere Arbeiten am Frosch und ebensogut an andern Tieren haben überreichlich gezeigt, daß »Hemiembryonen« und sogar noch unvollständigere Teilbildungen erzeugt werden können.

Hertwigs Behauptung, daß der verletzte Eiteil die Rolle des Dotters im meroblastischen Ei übernähme, scheint uns weit vom Ziel, wie der eine von uns bei mehreren früheren Gelegenheiten bereits betont hat. Weder in Hertwigs Ergebnissen, noch in denen andrer Autoren findet sich unsrer Meinung nach eine Stütze für eine solche Auffassung. Dieser Standpunkt scheint uns eine völlig falsche Auffassung der wirklichen Bedeutung solcher Versuche zu ergeben. Rouxs Hauptfolgerung bezüglich der fraglichen Art von Embryonen, der »Hemiembryonen«, die zuerst gebildet wurden, ist unsrer Meinung nach korrekt, vorausgesetzt, daß eine Blastomere sich zu entwickeln unterläßt. Hertwigs Schluß, daß sich unter solchen Bedingungen keine »Hemiembryonen« entwickeln, ist nicht richtig.

Anderseits stimmen wir mit vielem überein, was Hertwig bezüglich der sogenannten »Wiederbelebung« des Protoplasmas gesagt hat, deren Eintritt Roux

voraussetzt. Die Entwicklung der verletzten Blastomere scheint uns durch die Teilung ihres eignen Kerns veranlaßt, durch ihre Versorgung mit Zentren, um welche das Protoplasma Zellwände bildet.

Curt Ziegler hat kürzlich eine erschöpfende und detaillierte Behandlung der Rouxschen Versuchsergebnisse veröffentlicht. Unsre Ergebnisse stimmen in den hauptsächlichsten Punkten mit den seinigen überein, speziell auch darin, daß wir keine Überwanderung von Zellen von der verletzten zur unverletzten Seite konstatieren können, und daß wir nichts finden, was für eine »Wiederbelebung« des geschädigten Protoplasmas auf dem Wege einer Überwanderung von Zellen oder Kernen aus dem unverletzten Teile spräche. Falls wirklich, wie es ja jetzt der Fall zu sein scheint, Roux nicht länger diesen Punkt der Zellüberwanderung ausdrücklich zu betonen beabsichtigt, dann sind auch Zieglers Ergebnisse gar nicht so sehr von denjenigen Rouxs verschieden, wie man aus seiner detaillierten Kritik der Rouxschen Arbeit schließen könnte. Das wichtigste Operationsergebnis, nämlich die Bildung eines Halbembryo seitens der unverletzten Blastomere, erhielt auch Ziegler, der diesbezüglich die früheren Ergebnisse von Roux, Endres und Walter und Morgan bestätigt.

Unsre Ergebnisse unterscheiden sich von denjenigen Zieglers in gewissen. weniger wichtigen Punkten. Wir haben unsre Aufmerksamkeit ganz speziell auf die unmittelbaren Effekte der Operation und die bald danach folgenden Veränderungen gerichtet. Zieglers drei Grade der durch die heiße Nadel gesetzten Schädigung repräsentieren nur in sehr allgemeiner Weise die hauptsächlichsten auftretenden Veränderungen. In Wirklichkeit kann eine viel größere Verschiedenheit der Ergebnisse folgen, als diese Klassifikation einen zu glauben verleiten könnte.

Ziegler gibt die Möglichkeit der dritten Rouxschen Reorganisationsweise zu. Unsre eignen Versuche sind, wie gesagt, für die Beurteilung dieses Punktes unzulänglich: — jedenfalls, wenn sie auch nicht den Gegenbeweis gegen die Möglichkeit solchen Vorkommens liefern, so zeigen sie doch in einer Anzahl von Fällen deutlich, daß die oberflächlichen Zellen der verletzten Hälfte vom Kern und Protoplasma dieser selben Hälfte abstammen und nicht vom unverletzten Teil her eingewandert sind. Wir hätten sogar Lust, die Frage aufzuwerfen, ob ein Überwachsenwerden der verletzten Hälfte überhaupt in einiger Ausdehnung vorkommt, ohne daß wenigstens einige von den oberflächlichen Zellen von der verletzten Hälfte selbst abstammen.

Über Reduktionen.

Von

Eugen Schultz.

(Aus dem Zoologischen Laboratorium d. Univ. St. Petersburg.)

I. Über Hungererscheinungen bei Planaria lactea.

Mit Tafel XXXIV.

Eingegangen am 4. Juni 1904.

Den ersten Hinweis auf jene Reduktionserscheinungen, — wie ich sie nennen will, — die in vorliegender Arbeit geschildert werden, erhielt ich während meiner Untersuchungen über Regeneration bei Tricladen, und bewog mich damals meine Beobachtung über Größenschwankung der Planarien, zur Idee der Morphallaxis Stellung zu nehmen. Im Winter 1902/03 beschloß ich, die Erscheinung näher zu untersuchen. Das Experiment wurde einfach gestellt. Anfang Oktober setzte ich je 20 Exemplare von *Planaria lactea* von ungefähr gleicher Größe in Aquarien mit reinem Wasser, die Tiere wurden in ausgestrecktem Zustande gemessen. Das Wasser wurde alle paar Tage gewechselt und beständig durchlüftet. Nach 6 Monaten hatten die Tiere nur noch $^1/_{10}$ der ursprünglichen Körpergröße. Im 7. Monate fingen die Tiere an abzusterben, sie schienen ihr äußerstes Hungerstadium erreicht zu haben. Die Größenabnahme ging nicht bei allen Exemplaren eines Aquariums in gleichem Schritte vor sich, und obgleich die Größenunterschiede zwischen den Tieren beim Beginn des Experiments nur gering waren, so wurden sie schon in den ersten Hungermonaten sehr bedeutend, so daß manche Exemplare das Dreifache der kleineren maßen.

Nun ist es möglich, daß die Reduktionen, die ich bei hungernden Planarien sogleich schildern werde, nicht reine Hungererscheinungen sind, d. h. daß wir es hier vielleicht mit Überwinterungs-

erscheinungen zu tun haben, die periodisch wiederkehren und so erblich fixiert sind, daß sie auch bei im warmem Raume gehaltenen Exemplaren wiederkehren. Jedenfalls aber ist dann diese Überwinterung mit Hunger verbunden, wie ja auch der Winterschlaf vieler Tiere. Endlich ist für mich das Interessante nicht der Hunger als solcher, sondern das Factum, daß morphologische Veränderungen der weiter unten geschilderten Art überhaupt möglich sind.

Bei der allgemeinen Verkleinerung des Körpers von *Planaria lactea* sehen wir ein direktes Absterben der einen Zellen, diese Erscheinung können wir als Nekrose bezeichnen. Andere Zellen erleiden Veränderungen, welche auf bedeutende Störungen im Stoffwechsel hinweisen, die man aber vielleicht doch als Anpassungen auffassen muß, da die Zelle, in günstigere Bedingungen gebracht, vielleicht lebensfähig ist; diese Veränderungen, die nichts mit Nekrose zu tun haben, haben wir als Degeneration zu bezeichnen. Unter Reduktion verstehe ich Entdifferenzierung und Rückkehr zu embryonalen Stadien.

Alle drei Prozesse greifen ineinander. Im selben Organe finden wir bei Hunger die einen Zellen sterbend, andere degenerierend, die dritten sich reduzierend. So kann ein Organ als ganzes als sich reduzierend angesehen werden, trotzdem in ihm auch Nekrosen und Degenerationen vor sich gehen.

Größenabnahme des ganzen Tieres und der einzelnen Zellen.

Ehe ich die Untersuchung über Hunger bei *Planaria lactea* unternahm, war mir schon bekannt, daß diese Tiere in Aquarien schlecht genährt bedeutend an Größe abnehmen. Mein Zweck war daraufhin zu untersuchen, ob diese Größenabnahme auf Kosten der Größe der einzelnen Zellen geht, oder ob die Größe der Zellen konstant bleibt und nur ihre Zahl geringer wird. Erst nachträglich fand ich noch eine Menge andrer durch Hunger hervorgerufener Erscheinungen.

Nach 6 Hungermonaten besaßen meine Planarien, wie erwähnt, nur noch $^1/_{10}$—$^1/_{12}$ der normalen Größe. Nun wurde auf Schnitten die Größe der normalen Zellen von Planarien gemessen, die im September vor Beginn des Hungerns konserviert waren, und mit den entsprechenden Zellen der gehungerten Tiere verglichen.

Die Zellen des Körperepithels mit denjenigen entsprechender Stellen bei normalen Tieren gemessen, erwiesen sich durchschnittlich als vollkommen gleich. Die dorso-ventralen Muskelzellen waren

natürlich kürzer, was ihre Dicke anbetrifft, so konnte ich keinen Unterschied merken. Die Zellen des Parenchyms waren der Größe nach unverändert, soweit es natürlich möglich ist, überhaupt die Grenzen dieser Zellen festzustellen. Einen großen Teil dieser Zellen sieht man in vollständigem Verfalle begriffen, die übrigen aber scheinen unverändert. Der Kern dieser Zellen zeigt wenigstens gar keine Größenabnahme. — Die Darmzellen, welche ja beständig in ihrer Größe schwanken, eignen sich nicht für unsre Messungen. Die nicht degenerierten Kerne der Darmzellen waren nicht verkleinert und die degenerierenden Kerne zeichnen sich im Gegenteil durch Quellung und Größenzunahme aus. Aus alledem schließe ich, daß die Kerne aller Zellen beim Kleinerwerden der Planarien nicht an Größe abnehmen, alle Zellkörper, die sich nicht durch Funktion beständig verändern, die also vor allem als Bausteine des Ganzen auftreten, nicht kleiner werden.

Wenn wir die sehr zahlreiche bisherige Literatur über Hungererscheinungen überschlagen, so gewinnen wir eher die Überzeugung, daß Inanition von einer bedeutenden Größenabnahme der Zellen begleitet ist und daß überhaupt die Größe der Zellen jedes Organs nicht konstant ist. Von Lukjanow und seinen Schülern (Lazarew und Downerowitsch) liegt eine Reihe von Untersuchungen vor, nach denen die Pankreaszellen bei Kaninchen, welche infolge von Hunger an Gewicht 35,3 % abgenommen haben, der Länge nach 10,11 %, der Breite 13,25 % abnehmen, während die entsprechenden Diameter des Kerns um 3,09 % und 6,9 % abnehmen. Es erfolgt also nicht nur eine Größenabnahme der Zellen, sondern auch des Kerns. Daß diese Größenabnahme nicht proportional der Gewichtsabnahme ist, hat keine Bedeutung, da man Volumenverhältnisse mit Volumenmassen und nicht mit Gewichtsmassen vergleichen muß. Das Factum der Größenabnahme von Pankreaszellen und Drüsenzellen scheint mir auch für unsre Frage nicht von Bedeutung, da diese Zellen wohl als secernierende beständigen Größenvariationen unterworfen sind und daß die Proportion zwischen Kern- und Plasmagröße nicht eingehalten wird, ist vielleicht auf den besonderen Charakter dieser Zellen zurückzuführen. Wichtiger ist, daß nach Downerowitsch auch die Rückenmarkszellen bei Hunger an Größe abnehmen, was sich gar nicht mit unsern Resultaten verträgt. Was die Leberzellen betrifft, so war es schon Rindfleisch 1868 bekannt und wurde von Statkewitsch und Lukjanow und seiner Schule bestätigt, daß die Leberzellen hungernder Tiere an Umfang abnehmen. Daß die Abnahme

der Zellengröße viel bedeutender ist als diejenige des Kerns, bewies MORPURGO (1889) nicht nur für die Leber, sondern auch für die Niere, Pankreas und Muskelfasern der Taube. Das Kleinerwerden der Leberzellen ist STATKEWITSCH selbst geneigt, mit der Funktion derselben in Verbindung zu bringen. Ob dieselbe Erklärung für die andern Zellen paßt, ist zweifelhaft. Auch beschrieb CITRON unlängst, daß infolge von Hunger bei *Syncoryne Sarsii* das Ectoderm abgeflacht wird, das Protoplasma aufs Minimum reduziert und daß die Zellgrenzen verfließen und endlich gänzlich schwinden.

Diesen Angaben über Kleinerwerden der Zellen — also über die Unkonstanz der Zellengröße — stehen neben meinen eben geschilderten Resultaten eine Reihe früherer Angaben gegenüber, die von DRIESCH 1901 zusammengefaßt worden sind. Danach haben kleine Exemplare derselben Art dieselbe Zellengröße wie große (Zellen des Rectum und der Geschlechtsdrüsen von *Crepidula* nach CONKLIN, Linse nach RABL, Pigmentzellen der Planarien nach LILLIE, bei Pflanzen nach SACHS). Für Larven und Embryonen fand dasselbe DRIESCH. Seiner Kritik der widersprechenden Befunde ZUR STRASSENS, ZOJAS und T. H. MORGANS schließe ich mich vollkommen an.

Die Widersprüche, welche wir zwischen den meisten Versuchen über Inanition und den Resultaten DRIESCHS, CONKLINS, RABLS, LILLIES, SACHS' und meinen eignen finden, lassen sich vielleicht in der Weise aufklären, daß in Fällen von Degeneration und Nekrose die absolute Größe der Zellen, als auch das Größenverhältnis zwischen Kern und Plasma ins Schwanken gerät (R. HERTWIG). In meinem Falle ergibt degenerierendes Gewebe, wie das Darmepithel, ganz unkonstante Größen sowohl der ganzen Zelle, als auch im Verhältnis des Kerns zum Plasma. Konstant in ihrer Größe bleiben nur die ihren normalen Charakter festhaltenden Zellen.

Wir werden noch öfters darauf zurückkommen, daß das Einschmelzen der Planarien bis auf $^{1}/_{12}$ ihrer früheren Körpergröße infolge von Hunger durch folgende Erscheinungen an den Zellen begleitet oder durch sie hervorgerufen wird: 1) Nekrose von Zellen aller Organe, 2) Degeneration, 3) Reduktion, 4) unveränderte Zellen. Nekrotische Zellen und degenerierende taugen nicht für unsre Messungen, da sie nicht auf unsre Fragestellung, ob die normale Zellengröße einer Art konstant sei, antwortet. Zur Kategorie der infolge von Hunger degenerierenden Zellen gehören wohl die meisten der bei hungernden Tieren bisher gemessenen, welche der Idee der

Konstanz der Zellengröße zu widersprechen schienen. Die dritte Gruppe — die reduzierten Zellen — verlieren wohl ihr gewöhnliches Verhältnis zwischen Kern- und Zellgröße, indem der Kern einen größeren Teil der Zelle ausmacht, wie es MINOT erkannte. In Frage kommen also nur die nach aller Zerstörung infolge von Inanition übrigbleibenden Zellen. Diese Zellen behalten in unserm Falle ihre normale Größe.

Machen uns schon viele Angaben über Inanition bei Metazoen Schwierigkeiten, die Größenabnahme auf ein gemeinsames Gesetz zurückzuführen, so werden diese Schwierigkeiten noch durch die neuesten Untersuchungen über Inanition bei Infusorien, also Einzelligen, vergrößert. Nach älteren Angaben von VERWORN und jüngsten Untersuchungen von WALLENGREN und KASANZEW sind *Paramaecium* und *Colpidium* in der Hungerperiode dreimal kleiner. Interessant ist es, daß die Proportionalität der Teile dabei nicht gestört wird; so bleiben die Wimpern nach Zahl und Größe proportional der Größe des ganzen Infusoriums. Somit verhalten sich die Protozoen auch hierin nicht wie einzelne Zellen, welche als morphologische Einheiten von konstanter Größe sind, sondern wie das ganze Metazoon, wobei die Teile dieselbe Proportionalität untereinander aufweisen, wie die Teile im Körper der Metazoen.

Ob der Regel gleich viele Ausnahmen zu erleiden beschieden ist und sie eine genauere Formulierung mit der Zeit erhalten wird, so will ich für die Planarien wenigstens das Gesetz aufstellen, daß bei Verkleinerung der Form infolge von Inanition die Zellen nicht an Größe, sondern nur an Zahl abnehmen — und zwar in allen Organen proportional den Größenverhältnissen dieser Organe zueinander. Also ist die Größe eines Individuums einer bestimmten Art proportional der Zahl der Zellen, resp. der Zahl der Teilungen. Somit beruht die Größenabnahme, was ja direkt logisch aus dem vorhergehenden Satze folgt, auf einer Zerstörung eines Teils der Zellen.

Was nun die Frage über das Verhältnis zwischen Kern und Zellgröße betrifft, dem auf Anregung R. HERTWIGS ein großes Interesse entgegengebracht wird, so bieten darin außer meinen Beobachtungen an Darmzellen, die sich verschiedentlich deuten lassen, die andern Zellen keine augenfälligen Bilder. Die absolute Größe des Kerns scheint überall unverändert und die Zellgrenzen sind an einem in dieser Hinsicht so ungeeigneten Materiale, wie es parenchymatöse Würmer sind, schwer zu unterscheiden. Was die Ectodermzellen der Körperoberfläche betrifft, an die wir uns auch hier

halten sollten, so sind diese auch in ihrer Proportion zwischen Kern und Plasma unverändert. Ein interessantes Material für die Frage könnten jene embryonal gewordenen Zellen der Genitalanlage bilden, aber auch hier treten die Zellgrenzen selbst bei Parakarminfärbung oder Osmiumfärbung mit Boraxkarmin nie deutlich hervor.

Bei der allgemeinen Schrumpfung der reduzierten Planarie geht die Größenabnahme der entsprechenden Organe untereinander in der das normale Tier charakterisierenden Proportion der Teile vor sich. Das Gesetz tritt besonders klar beim Pharynx und den Darmästen zutage. Letztere erweisen sich auf Querschnitten durchschnittlich immer 10—12 mal geringer als diejenigen der normalen Form. Trotzdem dieses Festhalten der Proportion der Teile fast selbstverständlich ist und keiner weiteren Untersuchung bedurfte, so scheint es mir doch wichtig, dieses Factum ins Licht zu rücken, da es eine philosophisch wenig exploitierte alltägliche Beobachtung ist, die mir aber fast das Wesentliche jeder Organisation als morphologische Einheit zu treffen scheint.

Die Reihenfolge des Zerfalls der Teile.

Was die Reihenfolge betrifft, in welcher die verschiedenen Gewebe des Planarienkörpers der Degeneration und Nekrose anheimfallen, so ist es natürlich schwer, zu schematisieren. Da der ganze Körper kleiner wird, so fallen auch die Zellen aller Gewebe gleichzeitig einer partiellen Auflösung anheim und diese nekrotische Auflösung geht in Proportion zur Größe der Teile vor sich. In den letzten Stadien des Hungers aber erweisen sich doch viele Gewebe als bedeutend resistenter wie die übrigen, leben auf Kosten der übrigen und könnten sich sogar wohl auf ihre Kosten vermehren; wenigstens reifen die Genitalzellen des Lachses trotz monatelangen Hungers, den dieses Tier sich während und vor der Laichperiode auferlegt.

Die ersten Degenerationserscheinungen als solche bemerkt man an den Zellen des Darmepithels. Diese Degeneration des Epithels geht während der ganzen Hungerzeit vor sich und ist noch bei dem Tode nahen Tieren zu bemerken. Der Darm als solcher aber erhält sich unverändert mit allen seinen Verzweigungen, mit spärlichen, von der Degeneration noch unberührten Epithelzellen ausgekleidet.

Im 4.—5. Hungermonate fangen die Augen an zu zerfallen, indem der Augenbecher sich mehrmals teilt (Fig. 9), die Pigment-

zellen zerstört werden und das Pigment frei zwischen den Zellen zu liegen kommt (Fig. 10). Zuletzt wird das Pigment aufgelöst und wir erhalten blinde Formen.

Die Copulationsorgane fangen früh an zu schwinden. Einige Teile weisen reduzierte Zellen auf (Fig. 7, 8), die augenscheinlich fähig sind, das Ganze wiederherzustellen. Die Zerstörung ganzer Organkomplexe, wie die Copulationsorgane und die Augen, ist die auffälligste Erscheinung an der hungernden Planarie.

Das Parenchym wird in großen Massen gelöst. Tiere im 6. Hungermonate sind äußerst arm an echten Parenchymzellen, d. h. an Zellen des Grundgewebes mit Ausschluß der Muskeln. Wir finden zwar nirgends größere Lücken oder Hohlräume, aber das Parenchym füllt dennoch nur als spärliches, großmaschiges Netz die Leibeshöhle. Daß das Parenchym, als indifferentes Gewebe, hauptsächlich beim Hungern als Nahrung verwendet wird, ist natürlich höchst zweckentsprechend.

Die Muskeln schwinden nur in geringem Maße und alle Muskelgruppen bleiben erhalten, selbst in den letzten Hungerstadien. Natürlich nehmen die Muskelgruppen an Mächtigkeit ab, aber auch dieses geschieht nicht mehr, als es der allgemeinen proportionalen Größenabnahme entspricht.

Welches sind nun aber die Gewebe, welche sich am längsten erhalten auf Kosten aller andern, selbst dann noch, wenn die übrigen Gewebe schon der Hungernekrose anheimfallen? Auch hier ist es, wie bei den Wirbeltieren, das Nervensystem, welches, wenigstens soweit es die gröberen Verhältnisse zu beweisen imstande sind, keine Veränderungen aufweist. Das Gehirn und die Nervenstämme mit ihren Quercommissuren sind noch zuletzt, wenn das Tier schon dem Hungertode ganz nahe ist, gut entwickelt. Ob einzelne Ganglienzellen dabei eine Degeneration erleiden[1]), wie es DOWNEROWITSCH für die Spinalganglien der Wirbeltiere bewies, bleibt bei der Kleinheit der Ganglien der Planarien noch eine offene Frage.

Nicht minder interessant ist das Factum, daß zu den widerstandsfähigsten Zellen die männlichen Genitalzellen gehören. Die weiblichen konnte ich leider nicht bei allen Exemplaren auffinden und kann mich nicht so bestimmt über dieselben aussprechen. Die Ovarien reduzieren sich zu bestimmten Jahreszeiten überhaupt

[1]) Nekrosen sind ja natürlich auch hier in allgemeiner Proportion vorhanden.

bedeutend — ob aber spurlos, kann ich nicht behaupten. Was die Hoden betrifft, so boten sie mir dasselbe Bild dar, welches mir von der Regeneration derselben gut bekannt war[1]). Im Parenchym zerstreut liegen kleine Zellgruppen, die keine Höhlung mehr umschließen, aus unentwickelten Spermatogonien bestehend. Im September, also zu Beginn unsrer Experimente, findet man die Hoden noch als große Höhlungen mit Spermatozoen angefüllt. Es haben sich also während jener 6 Hungermonate die blasenförmigen Hoden zu kleinen Zellgruppen, die aus drei bis fünf Zellen bestehen, rückgebildet.

Die Reihenfolge der Degenerationen weist eine große Zweckmäßigkeit auf. Die Copulationsorgane und Augen reduzieren sich als die verhältnismäßig entbehrlichsten Organe, die ev. aus dem Parenchym immer neu gebildet werden können. Darmkanal, Muskeln, Parenchym und Ectoderm als notwendige morphologische Bestandteile des Körpers, die nicht einer aus dem andern regenerieren können, bleiben so lange wie möglich erhalten; am längsten das Nervensystem, von dem alle Regulierung und somit die letzte Hoffnung auf Restitution abhängt, und die Genitalzellen, die selbst dann, wenn der ganze Körper zerfallen ist, ihn doch potentiell wieder zu bilden imstande sind.

Schon NUSSBAUM wies darauf hin, daß auch, wenn es dem »Zellenstaate« schlecht ergeht, die Geschlechtszellen immer noch gut davonkommen. Wir weisen nochmals auf den Lachs hin, wo Fett und Muskelzellen und vielleicht auch andre Gewebe während des Hungers zerstört werden, um nicht nur die Geschlechtszellen zu erhalten, sondern sogar sie zur Reife zu bringen.

Darm.

Ich habe oben auf den Unterschied zwischen Reduktion und Degeneration hingewiesen. Beide Prozesse gehen oft nebeneinander her und greifen auch oft ineinander. So auch im Darmtractus unsrer Planarie, wo die meisten Zellen Degenerationsbilder aufweisen, während ich andre als reduziert anzusehen geneigt bin.

Ich habe die Zahl der Seitenäste des Darmes bei den hungernden Tieren gezählt, sie aber nie unter der von IJIMA angegebenen

---

[1]) Vgl. Fig. 11 beiliegender Tafel XXXIV mit der entsprechenden Figur meiner Regenerationsarbeit. II.

Norm gefunden. Nach allem zu urteilen, verändert sich also die Form des Darmes nicht. Er wird nur proportional der allgemeinen Körperabnahme kleiner. Messungen, soweit sie hier genau sein können, ergeben eine übereinstimmende Proportion zwischen der allgemeinen Körperabnahme und der Länge der Darmäste und ihrer Durchmesser. Dieses beruht auch hier, da die Basis der Zellen wenigstens nicht bedeutend an Größe abnimmt, auf der Zerstörung einer großen Zahl von Darmzellen und der sie umgebenden Mesenchym- und Parenchymzellen. Auch wenn der Zerfall des Darmepithels schon die Proportion der allgemeinen Körperverkleinerung übersteigt und das Epithel nicht mehr zur Auskleidung des Darmlumens hinreicht, behält doch das Darmrohr seine frühere Form, die Darmwände fallen nicht zusammen. Das Parenchym und Mesenchym bewahrt getreu den Abdruck aller Verästelungen.

Ausnahmen von dieser Regel kommen vor. Wenn wir uns die Zwischenwände zwischen zwei Darmästen (Fig. 5) noch stärker reduziert denken bis zum allmählichen Schwunde, so müssen wir eine Verschmelzung der Darmverzweigungen erzielen, wie sie auch wirklich bei hungernden Formen auf Querschnitten oft klar zutage tritt. Zuletzt bleiben nur einzelne Parenchymzellen zwischen den beiden Darmwänden (Fig. 5 rechts), bis wohl auch sie aufgelöst werden. Ein Verschmelzen von Darmverzweigungen untereinander ist bei normalen Tieren schon oft beschrieben worden. Da periodische bedeutende Reduktionen in den normalen Lebenszyklus der Süßwassertricladen gehören, so mögen diese Verschmelzungen auch bei »normalen« Formen denselben Ursprung haben, wie bei meinen reduzierten.

Das Darmepithel selbst weist sehr augenfällige Degenerationserscheinungen auf, doch treten diese Erscheinungen durchaus nicht gleichmäßig oder gleichzeitig bei allen Zellen des Darmepithels auf. Im Gegenteil konnte ich bis zuletzt selbst bei den am meisten reduzierten Tieren noch immer einige Zellen des Darmepithels finden, die nicht nur noch lebensfähig aussahen, sondern sogar embryonalen Charakter angenommen zu haben schienen (Fig. 6). Danach zu urteilen degeneriert der Darm als ganzes genommen nicht, sondern reduziert sich, um in günstigeren Bedingungen verjüngt und aufgefrischt durch Entdifferenzierung wieder seine frühere Gestalt und Funktionsfähigkeit zu erhalten.

Die meisten Zellen des Darmes freilich scheinen einer Degeneration anheimzufallen, die wohl alle »schwächeren« Zellen zuletzt vernichtet.

Das erste, was wir am Darme bei hungernden Tieren bemerken, ist der allmähliche Schwund der Einschlüsse in den Darmzellen in Form von Fett und andern Partikelchen, das granulierte Aussehen der Zellen schwindet, auch findet man keine »ölkugelartigen Gebilde« mehr im Plasma. Das Plasma wird also ärmer und ärmer an Einschlüssen, was ja verständlich ist, da die Einschlüsse der erwähnten Zellen als Nahrungsstoffe angesehen werden, nicht oder in verhältnismäßig geringerem Maße als Sekret, und daher mit dem Aufhören der Nahrungsaufnahme auch die erwähnten Einschlüsse in den Zellen aufhören mußten. Ist das Protoplasma nun klar und rein, so kommt die Reihe an dasselbe, aufgebraucht zu werden, und wir finden immer mehr Zellen, deren Protoplasma stark verringert ist (Fig. 3, 6). Zuletzt schwinden die Zellgrenzen und das Protoplasma verfließt zu einem fädigen, mageren Syncytium (Fig. 1, 3, 4, 5). Diese Vereinigung zu einem Syncytium geschieht nicht nur zwischen den nebeneinander liegenden Zellen (Fig. 1), sondern auch zwischen den gegenüber liegenden, so daß oft das Darmlumen schwindet (Fig. 5) und vom Syncytium ausgefüllt wird. An vielen Stellen reicht das Protoplasma noch gerade hin, den Kern zu umgeben.

Diese Syncytiumbildung erinnert an die obenerwähnte Beobachtung Citrons, wonach bei *Syncoryne Sarsii* im Hungerzustand die Ectodermzellen ihre Grenzen verlieren und zu einem Syncytium zusammenfließen. Mir kommt auch die Verschmelzung hungernder Actinosphaerien, die von R. Hertwig beschrieben wurde, ins Gedächtnis. Anderseits sehen wir Plasmodiumbildung gerade in Fällen von reichlicher Nahrung, wie im Parablast. Der Unterschied ist aber der, daß in einem Falle, bei reichlicher Nahrung, die Teilung unterbleibt[1]), im andern, bei Hunger, eine Verschmelzung von Zellen auftritt.

Die Degeneration der Kerne in den Darmzellen offenbart sich in folgender Form. Der Kern beginnt gleichsam zu schwellen, vergrößert sich mehr und mehr (Fig. 2). Der Beginn der Degeneration ist nicht leicht zu bemerken und eine Grenze zwischen einem normalen Kern und einem degenerierenden — sich vergrößernden unmöglich zu bestimmen. Es ist als ob der Kernsaft zunimmt und das Kerngerüst auftreibt. Im Kerngerüst sieht man deutlich das Chromatinnetz und Chromatinkörner hauptsächlich in den Knotenpunkten, aber auch sonst an den Chromatinfäden. Das Gerüst

[1]) Vgl. auch in Jickelis interessantem Werk »Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels« über die Ursachen der Teilung.



scheint sich nicht in der Form zu verändern, tritt nur, da der ganze Kern nun auf das Doppelte seiner anfänglichen Größe anwächst, viel deutlicher hervor. Zuletzt scheint das Kerngerüst an einer Seite gleichsam aufgelöst zu werden (Fig. 2 *e*), die Grenzen des Kerns sind nicht mehr klar zu unterscheiden und wir finden inmitten des Protoplasmas nur die Reste des früheren Kernnetzes, die auch in der Färbung bleicher sind und nicht mehr so deutlich hervortreten. In der Mitte des Kerngerüstes, oder an der Seite findet man oft Reste des normalen Kerns (Fig. 2 *f*, *g*, *h*, *i*). Oft sind zwei solcher Reste vorhanden (Fig. 2 *i*). Alle diese Abweichungen haben wohl nur nebensächliche Bedeutung. Das Charakteristische am ganzen Prozesse ist erstens die Zunahme des Kerns auf das Doppelte, wobei diese Zunahme jedenfalls nicht auf das Chromatin, sondern auf Zunahme des Kernsaftes zurückzuführen ist, und zweitens der Schwund der Kerngrenze und Freiwerden des Chromatins. Den geschilderten Hergang der Kernauflösung deute ich als Degeneration und unterscheide ihn vom Zellentode, der sich in der Chromatolyse offenbart. Die Darmzellen sind die einzigen, in denen ich die erwähnten Degenerationsprozesse beobachtet habe.

Sehen wir uns das Bild eines bis zum äußersten reduzierten Tricladendarmes an, so bemerken wir, daß die Wände aller Verzweigungen von einem Syncytium bedeckt sind, in welchem fast alle Kerne zerstört sind (Fig. 5). Hier und da aber finden wir auch in ihm ganz unveränderte, unzerstörte Zellkerne mit einem Haufen Plasma umgeben (Fig. 6), das oft kaum hinreicht, den Kern zu umgeben. Vielleicht ist bei erneuter Nahrungsaufnahme die Regeneration des Darmepithels von diesen Zellen aus möglich, die wohl durch Dedifferenzierung aus den gewöhnlichen Darmzellen hervorgegangen sind, da man im Darme außer schon differenzierten Darmzellen keine andern findet.

Copulationsorgane.

Über die Reduktion und den endgültig vollständigen Schwund der Copulationsorgane bei Tricladen durch Hunger finde ich keine Erwähnungen in der Literatur.

Wohl werden Veränderungen an einzelnen Teilen der Copulationsorgane im Winter beschrieben, so von CHICHKOFF an den Epithelzellen des Uterus, die aber noch lange auf keine Reduktion oder gar einen vollständigen Schwund derselben hinweisen. Ob deswegen

auch im Freien während des Winters eine Reduktion dieser Organe vor sich geht, oder ob dieselbe nur durch Hunger hervorgerufen wird, muß fürs erste noch eine offene Frage bleiben, trotzdem in vielen Laboratorien Westeuropas Planarien den ganzen Winter hindurch als Untersuchungsobjekt dienen und der Schwund ganzer Organkomplexe, sollte er auch dort vor sich gehen, gewiß bemerkt worden wäre. Wie schon erwähnt, interessierte mich vor allem die Möglichkeit einer weitgehenden Reduktion und die Wege derselben, die Ursachen der Reduktion habe ich nicht klar genug durch Experimente analysiert.

Was die Genitalzellen selbst betrifft, so erwähnten wir schon, daß die Spermatogonien wenigstens fast am längsten der Zerstörung Widerstand entgegensetzen. Sie stehen darin in schroffem Gegensatze zu den sekundären Geschlechtsorganen.

Der Schwund der letzteren geht ungefähr[1]) in folgender Reihenfolge vor sich: die Dotterstöcke schwinden spurlos, die Vasa deferentia und die Oviducte, die ja nur Auswüchse der Genitaldrüsen sind, schwinden mit der Reduktion der letzteren. Von den Eiweißdrüsen und Penisdrüsen ist bald auch keine Spur mehr zu sehen. Dann scheint das »muskulöse Drüsenorgan« an die Reihe zu kommen. Darauf beginnt ein morphologisch sehr wichtiger Prozeß: Uterus und Penishöhle teilen sich vom Antrum genitale und liegen nun als geschlossene Blasen im Parenchym. Es fehlen mir Übergänge, oder richtiger, es ist schwer die Bilder, die ich bei verschiedenen Exemplaren sah, in eine unzweifelhaft richtige Aufeinanderfolge zu stellen, da der Involutionsprozeß bei verschiedenen Exemplaren sehr ungleiche Zeiten beansprucht. Das Epithel scheint zugrunde zu gehen, wobei die Zellen zerfallen und teilweise frei in das Innere der Höhlen zu liegen kommen, teilweise an den Wänden der Blasen eine stark färbbare homogene Plasmaschicht bilden. Auf sehr reduzierten Exemplaren sind dann diese Höhlen endgültig und spurlos verschwunden. Besser zu verfolgen ist die Reduktion beim Antrum genitale. Die Höhle desselben wird, nachdem sich Uterus und Penisgang abgetrennt haben, kleiner (Fig. 7), die äußere Genitalöffnung verengt sich mehr und mehr. Zuletzt obliteriert die Genitalöffnung und das Antrum liegt als kleine Blase inmitten des Parenchyms. Diese Blase nun ist von einem Epithel von durchaus embryonalem Charakter umgeben

[1]) Die Reihenfolge ist nicht augenfällig, da gleichzeitig die Zerstörung an vielen Stellen vor sich geht.

(Fig. 7), d. h. das Epithel weist runde Zellen mit großen Kernen auf, ähnlich denen, wie ich sie an der regenerierenden Genitalhöhle seinerzeit beobachtete. Dauert der Hunger länger an, so schwindet endlich auch diese Höhle und wir finden dann an Stelle der früheren Copulationsorgane nur eine große Zellenanhäufung, die sich sehr intensiv färbt (Fig. 8). In dieser Zellenanhäufung fällt es nicht schwer, Zellen von zweierlei Charakter zu unterscheiden: Mehr peripher liegen längliche Zellen, die ich geneigt bin, als reduziertes Muskelgewebe aufzufassen, eventuell als Sarcoblasten, wenn wir einen gewagten Vergleich mit ähnlichen Prozessen bei den Wirbeltieren uns erlauben wollen, und in der Mitte, von den länglichen Zellen umgeben, in geringerer Zahl kleine runde Zellen (Fig. 8), die man sonst nie im Parenchym sieht. Diese Zellen scheinen fast bestimmt reduzierte Epithelzellen der Genitalhöhlen zu sein, worauf allein schon ihre Lage an der Stelle des früheren Antrum genitale hinweist, wenn man sie nicht als modifizierte Parenchymzellen auffassen will, die die Aufgabe hatten, das Endothel der Genitalhöhle zu regenerieren. Dauert der Hunger noch länger, so wird diese Gruppe reduzierter Zellen immer geringer und geringer, bis wir zuletzt nur mit Mühe sie aufzufinden imstande sind. Wie lange aus diesen reduzierten Organen eine Regeneration möglich ist, können nur an einer großen Zahl von Exemplaren angestellte Experimente entscheiden, da man äußerlich nicht sehen kann, wie weit die Reduktion der Copulationsorgane in jedem einzelnen Falle gegangen ist. Meine darauf zielenden Experimente durch Ernährung ausgehungerter Tiere mit Blut von Säugern mußten leider plötzlich unvorhergesehen abgebrochen werden.

Da meine Tiere in steter Reduktion begriffen waren und beständig an Größe abnahmen, auch nicht zeitweilig Nahrung erhielten, so glaube ich, daß ich die Bilder, die ich über den Zustand der Copulationsorgane auf meinen Präparaten erhielt, richtig zu einer Reihe ununterbrochener Reduktion gruppiere. Ich halte es daher nicht für möglich, eines dieser Stadien als Regenerationsstadium anzusehen, um so mehr, als auch die übrigen Teile des Körpers weitgehenden Zerfall und Degeneration aufweisen. Und dennoch drängte sich mir beim Betrachten dieser Bilder immer wieder die Vorstellung regenerierender Organe auf, so sehr gemahnten dieselben an das, was ich bei der Regeneration derselben Organe gesehen habe[1]; vor

[1] Vgl. Fig. 7 gegenwärtiger Schrift mit der entsprechenden Figur meiner Regenerationsarbeit.

allem aber fällt dabei der embryonale Charakter der entsprechenden Gewebe auf, der unwillkürlich an regenerierendes Gewebe gemahnt.

Wir haben es also nach alledem mit einer Zerstörung der Oviducte und Vasa efferentia, vielleicht auch zuletzt mit einer Zerstörung des Uterus und der Penishöhle zu tun, und mit einer Reduktion der Genitalhöhle. Diese Reduktion äußert sich am Endothel im Embryonalwerden der Zellen desselben, an dem ganzen Organe in einer rückläufigen Entwicklung desselben, die mit einer Anlage endet. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß ich die Regeneration durch eine Entdifferenzierung, durch ein Embryonalwerden der Zellen und darauffolgende neue Differenzierung erkläre, die oft in neuen Bahnen verlaufen kann. Auch hier also sehen wir die Umkehrbarkeit der Lebensprozesse. Was aber an unserm Beispiele besonders wichtig scheint, ist, daß wir hier den Weg der Reduktion der Organe verfolgen können und daß dieser Weg rückläufig derselbe ist, den die Copulationsorgane in ihrer Entwicklung durchgemacht haben. Bei der Regeneration von *Pl. lactea* beschrieb ich, daß zuerst im Parenchym ein stark färbbarer Zellenkomplex auftritt, dessen peripherer Teil aus jungen Muskelzellen besteht. In diesem Gewebe tritt eine runde Höhle auf, die sich mit Epithel auskleidet, sich ausdehnt und zur Genitalhöhle wird. Selbständig im Parenchym tritt die Penishöhle und der Uterus auf und verbinden sich erst später mit der Genitalhöhle. Vergleichen wir den eben geschilderten Regenerationsprozeß mit dem Gang der Reduktion, so bemerken wir, daß genau dieselben Stadien bei der Reduktion wiederkehren, nur in umgekehrter Reihenfolge.

Soviel ich weiß, existiert in der Literatur nur noch ein einziger Hinweis darauf, daß eine rückläufige Entwicklung dieselben Etappen zurücklegt, die sie in ihrer Entwicklung durchlaufen hat. Ich meine den Bericht Grafs, wonach schon abgefurchte Blastomeren sich wiederum in derselben Reihenfolge vereinten, wie früher die Abfurchung vor sich ging.

Trotzdem ich bisher noch nicht einsehe, in welcher Weise diese Beobachtungen für eine ev. Theorie der Vererbung und Formbildung verwertet werden könnten, so glaube ich, daß gerade sie geeignet wären, ein besonderes Licht auf diese Frage zu werfen. Reduzierte sich der ganze Organismus wieder zum Ei, so wäre die ganze Vererbbarkeit erklärt, aber so ist es ja nicht in Wirklichkeit.

Augen.

Sehr eigentümlich ist es, daß in den letzten Hungerstadien auch die Augen nicht geschont werden und zerfallen. Dieser Zerfall geht nicht einen morphologisch streng vorgeschriebenen Weg; dennoch wäre der folgende Degenerationsprozeß für die meisten Fälle charakteristisch. Der Augenbecher, der sich zur Seite öffnet, schnürt sich ein, so daß der Boden des Bechers abgeschnürt wird. Wir erhalten somit ein becherförmiges Auge, welches noch seine Sehzellen behält, und daneben eine kugelförmige, innen hohle, rings von Pigment umgebene Blase; diese kann sich ihrerseits wieder teilen und so fort, so daß wir in einigen Fällen vier solche Blasen nebeneinander haben (Fig. 9). Diese Pigmentblasen rücken oft auseinander, kommen neben- oder hintereinander zu liegen, oder bleiben auch als vereinte Gruppe beieinander. Bis zu diesem Stadium teilt sich nur der Augenbecher, die Elemente desselben, d. h. die Zellen und auch das Pigment in denselben, bleiben noch unzerstört. Danach beginnt die Zerstörung des Augenbechers und der von ihm abgeschnürten kugelförmigen Gebilde. Der Augenbecher selbst wird zu einer flacheren Schale, die Kugeln schmelzen immer mehr ein. Wir finden nach einiger Zeit an Stelle des früheren Bechers nur eine Pigmentanhäufung (Fig. 10). Das Pigment selbst wird heller, geht aus dem dunkelbraunen Tone in einen gelblichen über. Die Pigmentkörner zerstreuen sich noch ein wenig. Sie liegen nun frei — intercellular. Zuletzt schwindet auch der letzte Rest von Pigment. So erhalten wir nicht nur blinde Formen, sondern auch pigmentlose. Die Zerstörung der Augen geht immer ganz unabhängig auf beiden Seiten vor sich. Das Auge kann oft an einer Seite schon ganz zerstört sein, während das Auge der andern Seite noch ziemlich normal ist. Auch geht die Degeneration nicht immer den eben geschilderten Weg. So schmilzt das Auge oft ein, ohne sich vorher zu teilen.

Nebenbei sei bemerkt, daß Jaenichen bei *Planaria gonocephala* manchmal statt eines Auges deren zwei fand. Vielleicht ist auch hier die Ursache Hunger während der Wintermonate.

Nun kommen wir auf das schwierige Thema der Ursache dieser Pigmentzerstörung zu sprechen. Wir wissen, daß die zerfallenden Zellen bei Hunger zur Nahrung der übrigbleibenden dienen. Wir wissen, daß Reservestoffe, die in den Zellen abgelagert sind, zu gleichem Zwecke verbraucht werden. Nun zeigt *Pl. lactea* im 6. Hungermonate mit der Zerstörung der Augen eine auffällige Abnahme des

nun frei gewordenen Pigments. Das Pigment zerstreut sich und schwindet endlich gänzlich. Bedeutet dieser Schwund, daß das Pigment vom hungernden Organismus aufgezehrt wird? LINKO beobachtete einen Schwund des Pigments der Ocellarbulben bei der Meduse *Margellium retropunctatum* (Sars), die in Aquarien lange gehungert hatte. Ein Bleichen oder Schwinden des Pigments geschieht auch bei alternden Tieren, so bei Vögeln, an den Augen alter Leute (worauf mich Prof. CHOLODKOWSKY aufmerksam machte), was vielleicht auch auf Hunger der Gewebe zurückgeführt werden kann. Sind die Pigmentkörner des Auges exkretorischer Natur, so hätten wir ein Beispiel, wie diese Körner wieder so umgesetzt werden können, daß sie zu Nahrungsstoffen werden. Jedenfalls beansprucht dieser Zerfall des Pigments, oder wohl richtiger die Assimilation oder Resorbierung desselben, ein besonderes Interesse, da die Pigmente gewöhnlich als Endprodukte angesehen werden.

Ich habe nun eine Untersuchung an hungernden stark pigmentierten Planarien vor, um das Schicksal des Pigments außerhalb des Auges während Inanition zu studieren.

Hoden.

Die Hoden werden im Spätherbst kleiner, schrumpfen zusammen. Zu dieser Zeit begannen meine Experimente. Durch Hunger greift das Einschmelzen der einzelnen Hoden, d. h. ihr Kleinerwerden, weiter um sich, und zuletzt finden wir nur noch im Parenchym zerstreut kleine Haufen von Spermatogonien, jeder Haufen nur aus vier bis fünf Zellen bestehend. Diese kleinen Häufchen erinnern lebhaft an die Bilder, die ich bei regenerierenden Planarien erhielt, wo die Regeneration der Hoden mit ebensolchen kleinen Zellengruppen begann.

Dauert der Hunger länger an, so beginnen ringsherum die andern Gewebe und Organe immer mehr zu degenerieren und zu zerfallen, während die Hoden, die nun die Gestalt kleiner Haufen von Spermatogonien angenommen haben (Fig. 11 *a—d*), verhältnismäßig nur wenig angegriffen werden. Erst wenn die Epithelzellen des Darmes fast ganz degeneriert sind, die Anlage der Copulationsorgane aufs äußerste reduziert worden ist, wenn ringsherum das Parenchym in Plasmolyse aufzugehen beginnt, fangen auch einzelne Hodenanlagen an zu zerfallen, d. h. sie weisen direkte nekrotische Erscheinungen auf. Degenerationserscheinungen konnte ich nicht beobachten, kann aber nicht

behaupten, daß sie nicht hier vor sich gehen, da ich auf die feineren Verhältnisse der Chromatinverteilung usw. nicht achten konnte.

Aus der Literatur sind mir keine Hinweise auf Degeneration von Testikelzellen bekannt. Die Spermatocyten erweisen sich sonst resistenter, als die meisten andern Zellenarten. Dieses Factum könnte man in Verbindung mit der großen Bedeutung bringen, die die Genitalzellen haben, ja man müßte glauben, die Genitalzellen wären die resistentesten, da sie ja den wichtigsten Teil des Organismus, Vergangenheit und Zukunft der Art bilden. Aber so rein verläuft das Hungerexperiment nicht und kann natürlich nicht bis zum Übrigbleiben nur eines Organs fortgeführt werden. Einige Darmzellen, Muskelzellen und Parenchymzellen leben ebenso lange, wie die Geschlechtszellen.

Der Tod der Spermatogonien geht durch Chromatolyse vor sich (Fig. 11).

Der Hunger und der Kampf der Teile.

Die Hungererscheinungen bei *Pl. lactea*, die ich oben beschrieb, sind so augenfällig und die Veränderungen so bedeutend, daß wir hier eine außergewöhnlich gute Illustration zu Roux's Kampf der Teile im Organismus erwarten konnten. Er selbst sagt an einer Stelle des betreffenden Werkes (I. S. 276): »Die Voraussetzung der ‚züchtenden‘, also ‚bleibenden‘ Wirkung aller dieser Auslesen ist, wie erwähnt, natürlich die, dass die übrig gebliebenen Qualitäten bleibende sind, dass sie sich also auf die Nachkommen der ausgelesenen Gebilde: der (lebensthätigen) Zelltheile, der Zellen und Gewebe übertragen, dass sie somit vererbbare Qualitäten sind. Wo dagegen die Auslese bloß vorübergehend dauerfähigere Gebilde, wie vielleicht die jüngeren oder die gerade ausgeruhten, nicht überanstrengten Bestandtheile eines Gewebes oder einer Zelle (oder bloß unter günstigen localen Verhältnissen, wie neben den Capillaren liegende oder weniger von Nachbarn gedrückte Theile, S. 654, 657, 236) erhielt, kann der Auslese natürlich keine züchtende Wirkung zukommen, also auch keine dauernde Anpassung resp. keine Immunität ihre Folge sein.«

»Von der Größe und Mannigfaltigkeit dieses Vorkommens solcher vererbbarer Qualitäten hängt daher die thatsächliche Größe und Mannigfaltigkeit der züchtenden Wirkung des Principes der Theilauslese ab. Diese eventuelle Wirkungsgröße wird natürlich bei

größeren Änderungen der Lebensbedingungen größer und daher auch leichter feststellbar sein.« »Daher empfiehlt es sich, die erste Prüfung des realen Vorkommens der ,züchtenden' Auslese in pathologischen Verhältnissen vorzunehmen, etwa bei chronischem Hunger des ganzen Individuums oder einzelner Organe (durch Blutgefäßverengung oder Unterbindung) oder bei chronischer Vergiftung mit Arsen, Blei, Phosphor oder Ptomainen« usw. Weiter sagt er (I. S. 277): »In allen diesen Fällen allgemeiner Schädigung eines Organs findet man die verschiedenen gleichfungirenden Zellen desselben Organs stets in verschiedenem Maße verändert; viele gehen zu Grunde, manche überdauern die Schädigung, so dass an der Auslese an sich nicht zu zweifeln ist. Die Hauptaufgabe, aber zugleich auch die Hauptschwierigkeit ist es, zu entscheiden, ob diese Auslese eine züchtende, also durch Überbleiben vererbbarer Qualitäten bedingte ist, usw. Das zweite Mittel zur Beurtheilung, ob züchtende Auslese vorliegt, ist der Nachweis der bleibenden Anpassung des Organs an die chronische Schädlichkeit« usw.

Roux nimmt bekanntlich an, daß züchtende Auslese vorkommt und erörtert unter dieser Bedingung die sich ergebenden Folgerungen. Doch handelt sein Buch im wesentlichen von der nach ihm bereits auf niederer Stufe des Lebens (I. S. 238, 652) begonnenen Züchtung derjenigen Gewebsqualitäten, welche durch den funktionellen Reiz zugleich trophisch erregt werden, da er entdeckt hatte, daß von dieser Gewebsqualität das Vermögen der funktionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen, also einer erwiesenen Anpassungsfähigkeit, abgeleitet werden kann. Die hierbei angenommene züchtende Auslese wird durch meine Versuche über Hungerauslese natürlich nicht berührt. Bezüglich der Wirkung des Hungers ist dagegen erst noch zu ermitteln, ob die bisher nur vermutete Anpassung in Wirklichkeit vorkommt.

Betrachten wir zuerst den Kampf der Zellen untereinander. Da fragt es sich, sollen wir weiter analysierend vorgehen, welche Zellen zerstört werden und welche verbleiben: Roux ist geneigt anzunehmen, daß die anspruchloseren verbleiben, die, welche mit weniger Nahrung arbeiten, weniger Umsatz haben. Zu beweisen ist das zwischen Zellen natürlich mit den uns bis jetzt zu Gebote stehenden Mitteln nicht, wir können nicht in den Zellen eines Organs bestimmen, bei welchen der Stoffwechsel größer, bei welchen geringer ist. Auch sind es nicht die Zellen, die mehr Reservestoff haben, welche deswegen resistenter sind, was man annehmen müßte, wenn die Zelle

alleinstehend wäre, kein Glied eines Ganzen. So aber sind es gerade die an Reservestoffen reichen Zellen, welche, wie das Fettgewebe und die Leberzellen, zum Wohle des Ganzen zerstört werden. Der Körper der Metazoen scheint demnach nicht das Resultat egoistischer Bestrebungen der einzelnen Zellen zu sein. Wenn wir sagen, die stärkeren Zellen überleben, so ist der Begriff stärker nur eine Umschreibung des Begriffes überleben, wenn wir nicht wissen, worin stärker und wozu. Von unserm theoretischen Standpunkte will es uns erscheinen, daß die weniger differenzierten Zellen es sind, welche als lebendigere und jugendfähigere zurückbleiben; wenigstens finden wir ähnliches bei dem periodischen Abwerfen des Darmepithels der Insekten und in ähnlichen Fällen physiologischer Regeneration. Die embryonalsten, die jüngsten und undifferenziertesten Zellen sind wohl auch die dauerfähigsten — sie überleben, die differenziertesten werden zerstört. So sind vielleicht aus demselben Grunde die Genitalzellen als undifferenzierteste die resistentesten. Sollte sich diese Ansicht bewahrheiten, so haben wir die Erscheinung, daß durch den bei Hunger hervorgerufenen Kampf der Teile die differenziertesten, also entwickeltsten und angepaßtesten Zellen zerstört werden, also gerade diejenigen Zellen, welche das Material für eine weitere Differenzierung abgeben müßten, also die progressivsten und nötigsten für eine neue Anpassung. Somit haben wir hier nicht ein Überleben des Passendsten (also Angepaßtesten), sondern des am wenigsten Angepaßten, was natürlich den Kampf der Teile nicht zu einem die Differentiation fördernden Prinzipe macht.

Richten wir nun unsre Aufmerksamkeit auf den Kampf der Organe oder Gewebe untereinander. Die oben geschilderte Reihenfolge ihrer Zerstörung infolge von Inanition erscheint höchst zweckmäßig. Sind es hier vielleicht die anspruchsvolleren Gewebe, die zuerst zerstört werden? Man könnte es glauben und ROUX nimmt es auch an, das Beispiel der Muskeln der Wirbeltiere im Auge habend, die wirklich bei Hunger stark angegriffen werden, wie es beim Lachs zur Laichzeit besonders augenfällig wird. Durch Eliminieren dieser Zellen mit großen Ansprüchen entsteht nach ROUX eine Sparmaschine, die mit wenig Stoff arbeitet. In unserm Falle — bei *Pl. lactea* — nehmen die Muskelgruppen natürlich auch an Mächtigkeit ab, aber dieses geschieht nur entsprechend der allgemeinen proportionalen Größenabnahme, nicht mehr. Dieses wenigstens sieht man an den dorsoventralen Muskelfasern, die ich allein im Auge hatte, da sie leichter daraufhin zu untersuchen sind. Wenn diese Beobachtung auch gegen

die Rouxsche Annahme von einer Sparmaschine spricht, so müssen wir doch im Auge behalten, daß wir es in unserm Falle mit glatten Muskelfasern zu tun haben, die nach Angabe der Physiologen einen geringeren Stoffwechsel aufweisen. Anderseits aber ist wiederum der Stoffwechsel in dem zentralen Nervensystem sehr groß, während gerade dieses sehr spät angegriffen wird. Sind es danach die Gewebe, welche wenig Reservestoffe aufgehäuft haben, welche vor allem einer Auflösung anheimfallen? Gewiß nicht, im Gegenteil, Reserveorgane wie Leber und Fettgewebe werden auch im Kampfe der Organe und Gewebe untereinander zuerst aufgelöst. Der Gedanke vom Überleben der gesünderen Organe und Zerstörung der schwächeren, zur Krankheit geneigteren, scheint bei Hunger keine Bedeutung zu haben. Die Reihenfolge der Zerstörungen und der Grad derselben scheint bei allen Individuen einer Art dieselbe zu sein, unabhängig vom Gesundheitszustande der Organe einer oder der andern Form. Auch hier führt der Kampf der Teile nicht zu einem Überleben der stärkeren. Wenn wir die Reihenfolge der Zerstörungen übersehen, bemerken wir leicht, daß bei derselben ein andres Prinzip festgehalten wird, wonach zuerst die entbehrlichsten Organe und Gewebe zerstört werden — die unwichtigeren, darauf erst, ganz zuletzt, auch die wichtigsten sterben. Dieses ist ja eine allgemein bekannte Tatsache, durch Beobachtungen an Säugern gewonnen; hier aber bei *Planaria* ist sie besonders augenfällig mit dem Zurückbleiben der Geschlechtszellen und des Nervensystems. Auch hier offenbart der Organismus seine primäre Zweckmäßigkeit. Er verfährt ebenso, wie ein Staat verfahren würde, der seine notwendigsten Glieder am längsten versorgt, und nicht die anspruchslosesten. Die nutzloseren, für das Staatswohl nicht so unumgänglich notwendigen, werden zuerst preisgegeben. Im freien Kampfe ums Dasein, zwischen Einzelwesen, bliebe der Bestbeschützte, der Anspruchsloseste ohne Rücksicht auf seinen allgemeinen Nutzen zurück. Dasselbe müßten wir auch beim Kampfe der Teile erwarten. Dagegen stoßen wir hier auf eine Auswahl, wobei die wichtigsten Gewebe erhalten werden, ob sie auch viel verbrauchen, wie die Genitalzellen und die Nervenzellen. Im Kampfe der Teile wird also nicht der Vorteil der Teile gezüchtet, nicht er ist maßgebend, sondern das Ganze. So läßt sich auch hier schwer aus dem egoistischen Streben der Einzelwesen der Mechanismus des Ganzen begreifen.

Der Kampf der Teile ist demnach etwas Reales, der sich bei hungernden Tieren wohl beobachten läßt, führt aber nach meiner

oben begründeten Ansicht im Hungerzustande nicht zu einem Überleben des Passendsten, wohl aber zu einem Überleben des Jüngsten, Embryonalsten. So führt der Hunger zu einer Verjüngung des Organismus, indem die älteren Zellen zerstört werden, und nur die jüngsten, widerstandsfähigsten Zellen bei eintretenden günstigeren Bedingungen den Verlust der alten Zellen ersetzen. Ähnliches sehen wir nach Krankheiten, die gleichfalls, wenn glücklich überstanden, den Organismus oft verjüngen, indem nun das zerstörte Gewebe durch neues ersetzt wird. Den Nutzen des Hungers in dieser Beziehung hat unlängst JICKELI geistreich geschildert, geht dabei aber von andern Gesichtspunkten aus und führt ihn nicht auf den Kampf der Teile, sondern auf die Unvollkommenheit des Stoffwechsels hinaus. Auch SEELAND hat durch Experimente den Vorteil periodischen Hungerns dargetan, der nach meiner Meinung durch periodisches Zerstören des Älteren und Wiederaufbau durch Neueres zu erklären ist. So wäre auch der Körper der Metazoen potentiell unsterblich, wenn ihm nur die Möglichkeit periodischer Verjüngung gegeben wäre.

Zur Umkehr der Lebensprozesse.

Beobachtungen an *Clavellina* führten DRIESCH zu der Meinung, daß vielleicht eine Umkehrbarkeit der Lebensprozesse möglich sei. LOEB beobachtete schon früher bei *Campanularia*, daß in gewissen Bedingungen die Hydranten sich rückbilden können und zum Cönosark werden, was gleichfalls einer Umkehr der Lebensprozesse gleichkäme. Beide Prozesse sind aber nicht auf Schnitten näher untersucht worden, so daß es sogar unklar bleibt, inwieweit eine Entdifferenzierung dabei vor sich geht. Wir sahen bei *Pl. lactea*, daß die Copulationsorgane bei ihrer Entdifferenzierung denselben Weg rückwärts zur Anlage machen, den sie bei der Regeneration und wahrscheinlich auch bei ihrer embryonalen Entwicklung durchgingen. Wir haben in der Literatur, soviel ich weiß, nur eine Beobachtung ähnlicher Rückentwicklung, und zwar beobachtete GRAF, daß die Furchung durch Verschmelzen der Blastomeren in umgekehrter Reihenfolge rückgängig gemacht wurde. Sollten beide Beobachtungen sich als ein zufälliges Zusammentreffen offenbaren und wäre der Weg der Entdifferenzierung von Organen nicht derselbe, wie der Weg der Differenzierung, so bliebe die Entdifferenzierung, das Embryonalwerden differenzierter Zellen dennoch ein Factum und somit auch

die Möglichkeit der Umkehr der Lebensprozesse, eine Rückkehr des differenzierten Organs zu einer Anlage, wie es in unserm Falle die Copulationsorgane und die Testikel deutlich offenbaren.

In einer Vertiefung unsrer Kenntnisse über rückläufige Entwicklung haben wir wohl auch in Zukunft die Lösung der Vererbungsfrage zu suchen, obgleich freilich, ebenso wie bei allen bisherigen Vererbungstheorien, die Verbindung zwischen Eizelle und Ganzem unerklärt bliebe.

St. Petersburg, April 1904.

Literaturverzeichnis.

CHICHKOFF, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Archive de Biologie. Vol. XXII. 1899.

CITRON, E., Beiträge zur Kenntnis von Syncoryne Sarsii. Archiv f. Naturgesch. 68. Jahrg.

CURTIS, W., The life history, the normal fission, and the reproductive organs of Planaria maculata. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXX. 1902.

DOWNEROWITSCH, Zur Lehre über die Veränderungen des Rückenmarkes bei vollständigem Hunger. (Russisch.) Bolnitschnaja Gaseta Botkina. 1892.

DRIESCH, H., Neue Antworten und neue Fragen der Entwickelungsphysiologie. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1901.

—— Die Restitutionen der Clavellina lepadiformis. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XV. 1902.

GRAF, A., Eine rückgängig gemachte Furchung. Zool. Anz. Bd. XVII. 1894.

HERTWIG, R., Über Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. Akad. München. II. Classe. XIX. Bd. III. 1898.

IJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Süßwasserdendrocoelen (Tricladen). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. 1884.

JAENICHEN, E., Beiträge zur Kenntnis des Turbellarien-Auges. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1896.

JICKELI, Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels usw. Berlin 1902.

KASANZEFF, WL., Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Dissert. Zürich 1901.

LILLIE, F., Some notes on Regeneration and Regulation in Planarians. I. Americ. Nat. XXXIV. 1900.

LINKO, A., Observations sur les méduses de la mer blanche. Trav. Soc. J. d. Natur. de St. Pétersbourg. Vol. XXIX. Livr. 4. 1900.

LOEB, J., On the Transformation and Regeneration of Organs. Americ. Journ. of Physiol. Vol. IV. 1900.

LUKIANOW, S., L'inanition du noyau cellulaire. Rev. scientif. 1897.

MINOT, Über die Vererbung und Verjüngung. Biolog. Centralbl. Bd. XV. 1895.

MORPURGO, Sur la nature des atrophies par inanition chez les animaux à sang chaud. Arch. ital. d. Biol. P. XII. 1889.

NUSSBAUM, M., Archiv f. mikr. Anat. Bd. LVII. 1901.

Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII. 1899.

Rindfleisch, Lehrb. d. pathol. Gewebe. Bd. III. 1868.

Roux, W., 1) Der Kampf der Theile im Organismus. 1881. 2) Über die Selbstregulation der morphologischen Länge der Skeletmuskeln. 1883. Beide in: Gesammelte Abhandlungen. Bd. I. 1895.

Sachs, L., Physiologische Notizen. Marburg 1898.

Schultz, Eug., Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII. 1902.

Seeland, Biolog. Centralbl. Bd. VII. 1887.

Statkewitsch, P., Über Veränderungen des Muskel- und Drüsengewebes, sowie der Herzganglien beim Hungern. Archiv f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. XXXIII. 1894.

Zur Strassen, Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. VII. 1898.

Verworn, Allgemeine Physiologie.

Wallengren, H., Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. I. 1902.

Zoja, R., Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. I, II. 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXIV.

Fig. 1. Darmverzweigungen im Frontalschnitte nach 6 Hungermonaten. *d.ep* degenerierendes Epithel zu einem Syncytium verschmolzen.

Fig. 2. Degenerationsstadien von Kernen des Darmepithels. *a* normale Kerne; *b*, *c*, *d* Schwellung des Kerns; *e* Kern aufgelöst in Plasma; *f*, *g*, *h* dasselbe mit übrigbleibender Kernsubstanz.

Fig. 3. Zu einem Syncytium verfließende Darmzellen; *d.syn* zusammengeflossenes Plasma.

Fig. 4. Stück einer Darmwand mit normalen Kernen (*n.ep*) und degenerierenden (*d.ep*).

Fig. 5. Schnitt durch drei Darmverzweigungen mit verflossenem Darmepithel.

Fig. 6. Reduzierte Darmzellen.

Fig. 7. Reduzierte Genitalhöhle; *red.g.z* die reduzierten Zellen derselben.

Fig. 8. Weitere Reduktion der Genitalanlage mit Schwund der Genitalhöhle; *red.g.x* zu einer Anlage reduzierte Zellen der Copulationsorgane.

Fig. 9. Zerfall des Auges.

Fig. 10. Weiterer Zerfall des Auges; *pg* Pigment.

Fig. 11 *a*—*d*. Reduzierte Testikel; *sp* normale Spermatogonien; *deg.sp* zerfallene Spermatogonien.

Über Neubildung von Talgdrüsen.

Von

Prof. Dr. **Ribbert**
in Göttingen.

Mit Tafel XXXV.

Eingegangen am 7. Juli 1904.

Verletzungen der Talgdrüsen werden durch Regenerationsvorgänge wieder ausgeglichen. Ihre Epithelien sind aber auch fähig, an der Wiederherstellung der zerstörten Epidermis teilzunehmen. Wenn diese bei oberflächlichen Läsionen, z. B. bei Verbrennungen, verloren ging, die Talgdrüsen aber erhalten blieben, so wächst das Epithel ihrer Ausführungsgänge auf die benachbarte Wundfläche. Wenn aber die Drüsen durch tiefergreifende Prozesse ganz vernichtet wurden, so beobachten wir keine Regeneration. Es bilden sich im Bereich der Narbe im allgemeinen keine neuen Talgdrüsen oder Haarbälge.

Unter diesen Umständen wird es Interesse erwecken, wenn ich über Vorgänge berichte, bei denen ich eine lebhafte Neubildung von Talgdrüsen kennen lernte.

Es handelt sich um Versuche, in denen ich von der Absicht ausging, den Grad der Regenerationsfähigkeit der Epidermis festzustellen. An der Innenfläche des Kaninchenohres kratzte ich in Zwischenräumen von 3—4 Tagen die Epidermis in einem Bezirke von $^1/_2$—1 cm Durchmesser mit dem Messer so ab, daß das blutende Corium eben freigelegt wurde. Ich wiederholte das über 100mal und sah, daß der Wiederersatz des Epithels stets glatt und am Ende der Versuchsreihe ebenso rasch vor sich ging wie am Anfang, daß also die beteiligten Zellen außerordentlich, man kann sagen unbegrenzt regenerationsfähig sind.

Dabei machte ich nun die Beobachtung, daß im Laufe der Zeit im Bereiche des abgekratzten Feldes zahlreiche Talgdrüsen neu entstanden. Sie waren schließlich dicht gedrängt vorhanden

(Fig. 4), während sie am normalen Ohr in ziemlich weiten Abständen angeordnet sind. Das veranlaßte mich, die Neubildung systematisch zu verfolgen. Als ich in der angegebenen Weise die Epidermis abgekratzt und nach 3 oder 4 Tagen ein Stück excidiert hatte, fand ich das Epithel vollständig wiederhergestellt. Es war aber durchschnittlich auf das Zwei- oder Dreifache verdickt. Gegen das Bindegewebe (Fig. 1) war es nicht mehr, wie es an der Innenfläche des Kaninchenohres in der Norm der Fall ist, geradlinig begrenzt. Es besaß vielmehr zahlreiche nach unten abgehende Zapfen, die teils nur kleine Kegel darstellten, teils an Länge 2—3mal die Dicke der normalen Epidermis übertrafen, aber meist nur wenige Zellreihen breit waren. Sie verliefen gerade oder schräg oder leicht gebogen.

Zwischen die Epidermis und das durch jenen Eingriff freigelegte Corium, welches als solches an seiner Dichtigkeit leicht erkennbar und zellreicher als sonst war, hatte sich eine in ihrer Dicke wechselnde, hier und da nur eben deutlich hervortretende Schicht neugebildeten Bindegewebes eingeschoben, die reichliche große Zellen, aber nur die ersten feinen Fibrillen enthielt. Um den Betrag ihrer Dicke war die neue Epidermis in die Höhe gehoben, da ja das Messer von dem Corium nichts entfernt hatte.

Jene Epithelzapfen durchsetzen natürlich diese neugebildete Bindesubstanz und werden daher zum größten Teil von ihr umgeben. Nur ihre unteren Enden stoßen an das alte Corium an und ragen meist etwas in dasselbe hinein.

Die im Bereich der abgekratzten Bezirke vorhandenen spärlichen normalen Talgdrüsen sind wieder in der gewöhnlichen Weise mit der Oberhaut vereinigt. Sie blieben bei dem Eingriff zum größten Teil unverletzt und nahmen mit dem sich vermehrenden Epithel ihrer Ausführungsgänge an der Regeneration der Epidermis Anteil. Ihre Zellen wachsen allseitig auf die freiliegende Coriumfläche und stoßen hier mit den vom Wundrande her ihnen entgegenkommenden Epithelien zusammen.

An der Hand dieser ersten Präparate haben wir uns demnach den Ablauf der Neubildungsvorgänge folgendermaßen zu denken. Vom Rande des verletzten Bezirkes wächst das Epithel auf die wunde Fläche, bedeckt sie mehr und mehr, senkt sich an zahlreichen Stellen in kleine Rißlücken des Bindegewebes ein und bildet so nach abwärts kleine Zapfen.

An diese Vorgänge schließt sich, aber später beginnend, ein Aufsprossen jungen Bindegewebes, das die neue Epitheldecke etwas über

das alte Niveau hebt und demgemäß eine Verlängerung der mit ihrem unteren Ende fixierten Epithelzapfen mit sich bringt. Wo aber etwa das Granulationsgewebe schon in Entwicklung begriffen ist, wenn das Epithel die Fläche überzieht, da wird eine Zapfenbildung auch in die Vertiefungen des ja niemals ganz ebenen jungen Bindegewebes stattfinden.

In einer weiteren Reihe von Objekten, bei denen eine zwei- oder dreimalige Abkratzung und dann nach 3—4 Tagen die Exstirpation vorgenommen wurde, hat sich das Bild schon wesentlich verändert (Fig. 2).

Das Epithel ist noch dicker als in den ersten Präparaten. Die Zapfen sind zwei- bis dreimal länger und zugleich breiter, einzelne sind so breit wie lang. Sie verlaufen meist ziemlich gerade, geben aber kleine Seitenäste ab oder sind hier und da fast in ihrer ganzen Länge geteilt. Viele zeigen nach unten leichte kolbige Anschwellungen.

Die Zapfen liegen in der Mitte des Bezirkes ausschließlich im neuen Bindegewebe, dessen Grenze gegen das alte Corium durch die auch in diesem eingetretene Zellwucherung verwischt ist. Am Rande stoßen sie mit ihrem unteren Ende wie in den ersten Präparaten an die wenig veränderte Bindesubstanz an oder ragen auch hier etwas in sie hinein.

Das Granulationsgewebe ist, wie aus dieser Schilderung hervorgeht, erheblich dicker als früher, es mißt in der Mitte des Bezirkes nahezu $^1/_2$ mm. Es zeigt sehr schön entwickelte gerade aufsteigende Gefäße mit vielen Mitosen und im übrigen einen großen Reichtum an gut ausgebildeten Zellen.

Der Regenerationsvorgang hat sich also seit der ersten Abkratzung in folgender Weise weiter entwickelt. Die untersten Enden der zunächst gebildeten Zapfen wurden durch den erneuten Eingriff nicht entfernt, sie beteiligten sich vielmehr an der Wiederherstellung des Epithels. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man die Excision schon 1 oder 2 Tage nach der Abkratzung vornimmt. Dann sieht man, wie von den Zapfenresten Epithel nach allen Seiten über die Wundfläche wächst und sich allmählich mit dem von den andern Stellen und vom Rande des Bezirkes herkommenden vereinigt. Dadurch geht die Regeneration der Epidermis rascher vor sich als auf einer völlig von Epithel entblößten Fläche. Während sie fortschreitet, wächst zugleich das Granulationsgewebe lebhafter als es das erste Mal geschehen war. Es bildet eine dicke, in der

Mitte am meisten entwickelte, nach dem Rande zu abfallende Schicht, durch die das neue Epithel relativ beträchtlich in die Höhe gehoben wird. Die Unterschiede gegen früher ergeben sich aus dem Vergleich von Fig. 1 und 2. In letzterer entspricht die nahe am unteren Rande gezogene horizontale Linie der in Fig. 1 ohnedem erkennbaren Grenze zwischen neuem und altem Bindegewebe. Alles, was über ihr liegt, ist durch die Wucherung entstanden. So wird also die junge Schicht in Fig. 1 von der in Fig. 2 vorhandenen um das Mehrfache übertroffen.

Durch die nun folgenden oft wiederholten Abkratzungen wird an der Regeneration der Epidermis nichts Wesentliches mehr geändert. Es blieben jedes Mal beträchtliche Teile der inzwischen noch dicker gewordenen Zapfen zurück und durch ihre Beteiligung wird die Epitheldecke rasch wieder regeneriert. Das Granulationsgewebe aber wächst nicht mehr so lebhaft in die Höhe wie es anfangs geschah. Es stellt vielmehr allmählich seine Dickenzunahme ein, wird zwar in seinen obersten Lagen nach jedesmaliger Abkratzung wieder zellreicher, wandelt sich aber in seinen unteren Lagen immer mehr in ein faseriges Gewebe um.

Das Interesse an diesen späteren Entwicklungsstadien konzentriert sich auf das Verhalten der Epithelzapfen. Sie formen sich allmählich zu Talgdrüsen um (Fig. 3). Ihre unteren Enden schwellen durchschnittlich dauernd an und bilden kurze Sprossen, soweit diese nicht schon von früher her vorhanden waren. Dann treten in den verdickten Teilen, aber auch manchmal schon in den noch wenig umfangreichen Zapfen einzelne helle Zellen auf, die immer zahlreicher werden und sich zu größeren rundlichen Feldern vereinigen, während der äußere Umfang der Zapfen zunimmt und so zu kugelig abgerundeten Formen führt. Auf diese Weise entsteht durchaus das Bild von Talgdrüsen (Fig. 4), deren Bau sich dadurch vollendet, daß sich in dem oberen Teil der Zapfen und in der dazu gehörenden Epidermis durch Verhornung und nachfolgende Ausstoßung der Zellen ein Kanal, ein Ausführungsgang bildet, der meist mit weiter Öffnung ausmündet. Dieser Gang ist also nicht von Anfang an, sondern erst nachträglich zur Entwicklung gelangt. In einzelnen Kolben bilden sich neben ihm auch dünne Härchen (Fig. 4).

Im ganzen also handelt es sich bei den besprochenen Wachstumsprozessen um leicht verständliche Verhältnisse. Einige Gesichtspunkte müssen aber noch gesondert hervorgehoben werden.

Es ist von großem Interesse, daß die Epidermis imstande ist,

völlig neue Talgdrüsen zu erzeugen, auch da, wo ein Untergang der alten nicht eingetreten war. Es sind aber nicht eigenartige Zellen, welche diese Neubildung zuwege bringen, es sind vielmehr genau dieselben, die auch die Überhäutung besorgen. Nur die besondere Stelle, an der sie sich befinden, die besonderen Bedingungen, unter denen sie in den kolbig anschwellenden Zapfenenden existieren, sind es, welche ihre Fähigkeit zur Erzeugung von Talgdrüsen auslösen.

Nicht weniger bemerkenswert ist die Art und Weise, wie die Drüsen, bzw. die vorbereitenden Zapfenbildungen zustande kommen. Sie entstehen nur in den ersten Anfängen durch ein Tiefenwachstum des Epithels in die oberflächlichen Lücken des Bindegewebes. Darüber hinaus dringen sie nicht in das Corium vor. Die weiterhin eintretende beträchtliche Verlängerung beruht also nicht auf einem andauernden Abwärtswachsen, sondern allein darauf, daß die Zapfen in sich und zwar dadurch gedehnt werden, daß ihre Fußpunkte fixiert sind und daß die Bindegewebswucherung die Epidermis nach oben drängt. So tritt im Epithel der Zapfen eine wachstumauslösende Entspannung ein.

In derselben Weise wird eine völlige Neubildung von Drüsen überall da erfolgen, wo ähnliche Verhältnisse vorliegen. Die gleichen Bedingungen sind aber auch bei den chronischen Entzündungen plattenepithelbedeckter Flächen gegeben, wenn sich neue lange und oft verästelte Zapfen bilden und die von der Norm her vorhandenen eine beträchtliche Verlängerung erfahren. Das zellreiche, sich vermehrende Bindegewebe hebt die Epidermis und veranlaßt so die anfänglich relativ kurzen Epitheleinsenkungen zu entsprechendem Mitwachsen. So entsteht der Eindruck, als seien die langen Zapfen durch ein Vordringen der Epithelien in die Tiefe entstanden. Aber sie ragen niemals weiter nach unten, als es in der Norm der Fall ist. Das Gleiche gilt auch für den Beginn eines Teils der Hautcarcinome. Ich habe betont, daß ihre Entstehung anfängt mit einer subepithelialen Bindegewebswucherung, welche die Epidermis hebt und dadurch zur Verlängerung der Epitheleinsenkungen führt.

Es ist aber anzunehmen, daß auch bei der Entzündung wie in meinen Versuchen die Zapfen eine Umwandlung in Talgdrüsen erfahren können. Und ebenso ist es wahrscheinlich, daß auch in den von der Epidermis abzuleitenden Carcinomen Strukturen auftreten können, die an Drüsen erinnern.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXV.

Fig. 1. Regeneration der Haut 3—4 Tage nach Abkratzung der Epidermis. Die neue Epitheldecke besitzt sonst an dieser Stelle (Unterfläche des Kaninchenohres) nicht vorhandene Zapfen. Zwischen ihr und dem alten Corium eine Schicht neuen Bindegewebes.

Fig. 2. Regeneration nach dreimaliger Abkratzung. Die Epidermis ist viel dicker und die Zapfen sind viel länger geworden. Das junge Bindegewebe bildet eine erheblich höhere Schicht, deren Grenze gegen das alte Bindegewebe durch die horizontale Linie gekennzeichnet ist.

Fig. 3. Nach fünfmaliger Abkratzung. In den unteren, meist kolbig angeschwollenen Enden der Zapfen beginnt die Umwandlung zu Talgdrüsen.

Fig. 4. Nach 20maliger Abkratzung. Die Zapfen sind größtenteils zu Talgdrüsen umgewandelt. Bei der mittleren ist der Ausführungsgang getroffen, in den auch ein dünnes Haar hineinragt.

Die Abhängigkeit der Muskulatur vom Zentralnervensystem während der Embryonalzeit.

Eine Erwiderung an Herrn Professor NEUMANN.

Von

Kurt Goldstein,

Assistent am SENCKENBERGischen neurologischen Institut.

Eingegangen am 7. Juli 1904.

Im vorletzten Hefte dieses Archivs hat Herr Professor NEUMANN [1] einige Einwände erhoben gegen meine Anschauungen über die Abhängigkeit der Muskulatur vom Zentralnervensystem während der embryonalen Entwicklung, die ich in einer kürzlich erschienenen Arbeit [2]) auseinandergesetzt habe. Ich war in der erwähnten Arbeit diese Frage betreffend zu den Resultaten gekommen, daß

1) die erste Entwicklung der Muskulatur ohne nervösen Einfluß nach dem Prinzipe der Selbstdifferenzierung vor sich geht;

2) der Einfluß des Zentralnervensystems auf das Wachstum, die Erhaltung und normale Funktion der Muskulatur sich von einem noch nicht näher zu bestimmenden Zeitpunkt inmitten der Embryonalperiode ab in stetig zunehmendem Maße entwickelt, um schließlich im postembryonalen Leben jene außerordentliche Bedeutung zu gewinnen, wie sie uns genugsam aus den physiologischen und pathologischen Erscheinungen des ausgebildeten Organismus bekannt ist.

Ich hatte mich mit meiner Anschauung in einen gewissen Gegensatz zu der von NEUMANN [3]) vertretenen gestellt, welche dieser Autor

---

[1]) E. NEUMANN, Einige weitere Bemerkungen über die Bedeutung gewisser Mißbildungen für die Entwicklungsmechanik. Arch. f. Entw.-Mech. 1904. S. 296.

[2]) Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Nervensystems auf die embryonale Entwicklung und die Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVIII, 1. Heft.

[3]) E. NEUMANN, Einige Bemerkungen über die Beziehungen der Nerven und Muskeln zu den Centralorganen beim Embryo. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII. 1901.

durch Vergleichung der Befunde an denselben Mißbildungen (es handelt sich um die Amyelie und die sog. WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen) gewonnen hatte, deren kritische Betrachtung nebst einigen experimentellen Beobachtungen mich zu entgegengesetzten Resultaten geführt hat. Es mußte deshalb der beste Prüfstein für die Richtigkeit meiner Anschauung sein, wenn sie die Befunde bei den erwähnten Mißbildungen einfacher zu erklären vermochte und ohne die »paradoxe« Annahme NEUMANNS, daß zwischen der ersten Entwicklungsperiode der Muskulatur und der postembryonalen Zeit eine Periode liegt, die ein entgegengesetztes Verhalten der Abhängigkeit der Muskulatur vom Zentralnervensystem aufweisen soll als die vorhergehende und folgende. Die Richtigkeit eben dieser meiner Erklärung erkennt NEUMANN nicht an und deshalb möchte ich auf seine Einwände kurz eingehen. Zunächst sei mein Erklärungsversuch in aller Kürze nochmals skizziert.

Es war einerseits das Fehlen der Muskeln bei den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen, anderseits die Intaktheit derselben bei den amyelitischen Mißbildungen zu erklären. Was zunächst die ersten Mißbildungen betrifft, so faßte ich das Fehlen der Muskulatur als sekundären Zustand auf. Die Muskulatur, ursprünglich durch Selbstdifferenzierung gebildet, ging später (in der Periode, in der nach unsrer Anschauung die Verbindung mit dem trophischen Zentrum unbedingt zur Erhaltung der Muskulatur notwendig ist) zugrunde, ohne jemals mit einem Zentralnervensystem, das wahrscheinlich gar nicht zur Entwicklung gekommen war, in Verbindung gewesen zu sein. An Stelle der degenerierten Muskeln traten Fettlamellen, die mit dem Wachstum des Embryo eine der Raumausfüllung entsprechende stetige Vergrößerung erfuhren. An der Annahme der Selbstdifferenzierung der Muskulatur muß ich NEUMANN gegenüber festhalten. Ich habe diese Anschauung durch entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Beobachtungen, die ich in meiner Arbeit (l. c. S. 77) zusammengestellt habe, gestützt und halte sie für sichergestellt. Übrigens erklärt NUSSBAUM, dessen Beobachtungen NEUMANN als unsrer Anschauung widersprechend anführt, daß »die Muskelanlagen erst sekundär mit den motorischen Nerven verbunden werden«[1] (S. 230) und hält es für »festgestellt, daß das Wachstum embryonaler Muskeln bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Nervensystem

[1]) NUSSBAUM, M., Nerv und Muskel. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklgesch. v. MERKEL u. BONNET. Bd. XI. 1901.

erfolgt« (l. c. S. 253). Unsre Annahme erklärt am einfachsten die Befunde bei den erwähnten Mißbildungen, das Vorhandensein und die typische Lagerung der die Muskeln ersetzenden Fettlamellen und der Sehnen, wie ich S. 75 ff. meiner Arbeit genauer auseinandergesetzt habe.

Für die hochgradige Degeneration der Muskulatur bei diesen Mißbildungen sah ich einen wesentlichen Grund in dem Umstande, daß die Muskulatur niemals mit dem Zentralnervensystem in Verbindung gewesen ist. Ich komme auf dieses Moment in der folgenden Auseinandersetzung noch zurück.

Bei den amyelitischen Mißbildungen trat dagegen die Degeneration, die man hier ebenfalls erwarten sollte, aus verschiedenen Gründen nicht ein. Zunächst, hob ich hervor, ist bei diesen Mißbildungen die Zeit, die für das Zustandekommen einer Degeneration in Frage kommt, zu kurz gewesen. Hiergegen wendet NEUMANN ein, daß ich diese Zeit in doppelter Beziehung zu kurz berechnet hätte, indem die Mißbildungen erstens früher entständen, und zweitens die bezüglichen Föten länger lebten, als ich vermutete, und gar nicht selten vollständig ausgetragene Früchte, nicht wie ich annahm, meist Frühgeburten waren. Es ist aber über die Entstehungsweise und -zeit der Mißbildungen nichts Sicheres bekannt. Allerdings muß ich nach nochmaliger sorgfältiger Durchsicht der Literatur zugeben, daß die Anschauung, welche den primären Vorgang bei der Entstehung der Mißbildungen in einem Ausbleiben des Medullarverschlusses sieht, mehr Wahrscheinlichkeit hat als die von mir früher akzeptierte, auch heute noch von mehreren Forschern vertretene Theorie, daß die Anencephalie und Amyelie eine Folge von Flüssigkeitsansammlung im Zentralkanal ist, die das Medullarrohr durch den vermehrten Druck im Zentralkanal zum Bersten bringt. Immerhin treten noch in einer erst im vorigen Jahr erschienenen Arbeit VURPAS und LÉRI[1]) auf Grund eigner neuer Beobachtungen für letztere Anschauung ein. Danach würde die Entstehungszeit, wie ich schon früher auseinandergesetzt habe, nicht notwendig vor den 3.—4. Monat zu verlegen sein. Aber auch mit der Annahme der ursächlichen Bedeutung des verhinderten Medullarverschlusses, nach der also die Entstehungszeit der Mißbildungen noch im ersten Monat zu liegen käme, ist natürlich noch nicht gesagt, daß zur selben frühen Zeit der Untergang des

[1]) CLAUDE VURPAS et ANDRÉ LÉRI, Contribution à l'étude des altérations congénitales en système nerveux: pathogénie de l'anencephalie. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences 1903. p. 213.

Zentralnervensystems anzusetzen wäre. Die Medullarplatte kann sich trotz des Mangels eines Verschlusses, der wahrscheinlich durch mechanische Momente (Dareste, Lebedeff, Perls) oder chemische Reize (Hertwig) verhindert wird oder die Folge eines ursprünglichen Mangels an Bildungsmaterial (v. Bär, Jacoby usw.) ist, weiter entwickeln. Allmählich geht sie durch Blutungen oder sekundäre Wasseransammlungen oder die stetige Einwirkung des Fruchtwassers auf die freiliegende Medullarplatte (Recklinghausen) ganz oder teilweise zugrunde. Wann dies geschieht, ist eine heute noch unbeantwortbare Frage. Jedenfalls beweist der Umstand, daß sich die Medullarplatte nicht selten bis zur Geburt des Fötus erhalten kann [vgl. Veraguth[1]), S. 65], daß sie nicht frühzeitig zugrunde zu gehen braucht. Auch können leicht einzelne Teile vernichtet werden oder auf der ersten Entwicklungsstufe stehen bleiben, während andre in der nächsten Nachbarschaft höchste Differenzierung erfahren (vgl. Veraguth, S. 77).

Anderseits muß ich nach erneuter Prüfung der in der Literatur niedergelegten Beobachtungen im Gegensatz zu Neumann an meiner früheren Annahme festhalten, daß es sich meist um frühgeborene Früchte handelt. So fand Manz[2]) unter acht derartigen Mißbildungen nur eine vollkommen ausgetragene Frucht, von den von Veraguth (l. c.) beobachteten acht maß keine, von den sechs Petrénschen[3]) eine über 35 cm; die meisten weniger.

Besonders aber muß ich hervorheben, daß in allen den Fällen, bei denen sich tatsächlich (mikroskopisch nachgewiesene) totale Amyelie fand, Frühgeburten vorgelegen zu haben scheinen, soweit man dies nach den Maßen beurteilen kann. [Die Webersche Mißbildung[4]) maß 30 cm, die Petrénsche (l. c.) 29 cm, die Veraguthschen (l. c.) 30 und 35 cm (bei ersterer lag allerdings nur eine partielle totale Amyelie vor), die Leonowasche[5]) 34 cm. Die Länge des von Fraser[6]) beschrie-

---

[1]) Veraguth, Über nieder differenzirte Mißbildungen des Centralnervensystems. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

[2]) Manz, Das Auge der hirnlosen Mißbildungen. Virch. Archiv. Bd. 51. 1870.

[3]) Karl und Gustav Petrén, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems und der Netzhaut bei Anencephalie und Amyelie. Virch. Archiv. Bd. 151. 1898.

[4]) Weber, E. H., Über die Abhängigkeit der Entstehung der animalischen Muskeln von der der animalischen Nerven. Virch. Archiv. 1851. S. 557.

[5]) v. Leonowa, O., Ein Fall von Anencephalie combinirt mit totaler Amyelie. Neurolog. Zentralbl. 1893.

[6]) Fraser, On various single and double monstruosities with remarks on anencephalic and amyelic nervous system. Trans. of R. Acad. of Med. Ireland. XII. 1895.

benen totalen Amyelus kann ich leider nicht angeben, da mir das Original nicht zur Verfügung steht.] Diese Maße entsprechen einem Alter von höchstens 7 Monaten. Es hat also keine einzige der bisher beobachteten Mißbildungen von totaler Amyelie den 7. Monat überlebt, und meine Annahme, daß die Zeit für das Zustandekommen der Degeneration zu kurz war, dürfte also auch heute noch zu Recht bestehen, besonders wenn wir berücksichtigen, daß die Mißbildungen gerade diejenigen Embryonalmonate (nämlich die letzten) nicht mehr erlebt haben, in denen die Neigung zur Degeneration, wie wir weiter sehen werden, wahrscheinlich am hochgradigsten ist.

Wenn nun Neumann weiter einwendet, daß auch der kurze von mir angenommene Zeitraum zum Zustandekommen einer recht hochgradigen Degeneration ausreichen würde, so dürfte dagegen zu bemerken sein, daß über die Schnelligkeit der Degeneration in embryonaler Zeit bislang keinerlei Beobachtungen vorliegen und wir daher auch kein Recht haben, die Erfahrungen aus der postembryonalen Zeit ohne weiteres auf die embryonale zu übertragen. Ja wir können sogar annehmen, daß die für eine Degeneration in der Embryonalperiode notwendige Zeit recht verschieden ist von der im postembryonalen Leben, wahrscheinlich im selben Maße, wie das Abhängigkeitsverhältnis der Muskulatur vom Zentralnervensystem in diesen beiden Perioden differiert. Es scheint mir eine recht wahrscheinliche Annahme, daß ebenso, wie diese Abhängigkeit allmählich im Laufe des Embryonallebens zunimmt, die Zeit, die für das Zustandekommen einer Degeneration erforderlich ist, in ähnlicher Weise allmählich abnimmt, d. h. daß in späterer Periode immer schneller Degeneration eintritt als in einer früheren. Deshalb werden gerade die letzten Monate, in denen sich das Abhängigkeitsverhältnis immer mehr dem beim reifen Individuum nähert, besonders für eine Degeneration in embryonaler Zeit in Frage kommen. Diese letzten Monate haben aber die amyelitischen Früchte nicht erlebt. Gerade auf Grund dieser Überlegungen möchte ich meinen früheren Standpunkt heute dahin präzisieren, daß die Degeneration bei diesen Mißbildungen nicht nur wegen der Kürze der Zeit, sondern besonders auch deshalb nicht zustande kam, weil eben in der ganzen Lebenszeit der Mißbildungen dieses Abhängigkeitsverhältnis der Muskulatur immer noch relativ gering ist. Sollten aber einmal ausgetragene amyelitische Früchte zur Beobachtung kommen, so werden sie jedenfalls deutliche Degenerationen der Muskulatur aufweisen, wenn auch niemals so hochgradige, wie die Weber-Alessandrinischen, für deren weitgehende

Degeneration noch ein andrer Umstand in Betracht kommt, der uns weiter unten beschäftigen soll.

Ich habe ferner schon in meiner Arbeit weitere Momente angeführt, die das Nichtzustandekommen von Degenerationen bei den amyelitischen Mißbildungen meiner Meinung nach begünstigt haben und die NEUMANN ebenfalls für nicht stichhaltig hält. Ich hatte hervorgehoben, daß es sich in den wenigsten Fällen der in diese Gruppe gehörigen Mißbildungen wirklich um totales Fehlen des Rückenmarks handelt. Auch VERAGUTH (l. c. S. 62) hat schon auf die Unrichtigkeit der Bezeichnung Amyelie für die meisten Fälle hingewiesen. Nur genaue mikroskopische Untersuchungen, die nicht immer vorgenommen wurden, können darüber Aufschluß geben. Ganz ähnlich äußert sich in einer neuesten Arbeit RIGHETTI[1]; nur dann ist der Ausdruck Amyelie zu gebrauchen, wenn wirklich keine Reste des Nervensystems zu finden sind.

Wie selten die total amyelitischen Mißbildungen sind, zeigt der Umstand, daß die Gebrüder PETRÉN (l. c.) unter fünf derartigen Fällen nur eine, VERAGUTH (l. c.) unter acht ebenfalls nur eine, und SCHÜRHOFF[2] sogar unter neun keine einzige totale Amyelie beschreiben konnten, daß ferner im ganzen bei der großen Anzahl der bisher veröffentlichten derartigen Monstra nur sieben Fälle von wirklicher, mikroskopisch nachgewiesener totaler Amyelie beschrieben worden sind [die Beobachtungen von WEBER (l. c.), GADE[3], LEONOWA, zwei Fälle (l. c. und [4]), PETRÉN (l. c.), FRASER (l. c.), VERAGUTH (l. c.)]. Auch die neueste Zusammenstellung von RIGHETTI (l. c.) weiß nicht mehr Fälle anzuführen. Natürlich dürfen aber nur diejenigen Mißbildungen zur Entscheidung unsrer Frage benutzt werden, bei denen tatsächlich totale Amyelie vorliegt.

Bei mehreren von diesen Fällen werden aber von den Untersuchern auch Andeutungen von Degenerationserscheinungen sowohl in den peripheren Nerven wie in der Muskulatur beschrieben. So beschreiben LEONOWA und VERAGUTH Reduktionen im Querschnitt der peripheren Nerven, und LEONOWA berichtet, daß die Muskulatur in

---

[1] RIGHETTI, R., Contributo allo studio dell' anencefalia e dell' amielo. Riv. di patologia nervosa e mentale. Vol. IX. 1904.

[2] SCHÜRHOFF, Zur Kenntnis des Centralnervensystems der Hemicephalen. Biblioth. medica. Abth. C. H. 3. 1894.

[3] GADE, Et tilfaelde of anenceph. ccg. total amyel. und tlereandre dannelsfeil. Norsk. Mag. of Laegevidenskaben 1894.

[4] v. LEONOWA, O., Sinnesorgane und die Ganglien bei Anencephalie und Amyelie. Neurolog. Zentralbl. Bd. 13.

ihrem Falle auffallend fettreich gewesen sein soll, ein Befund, der sich vielleicht schon im Sinne einer beginnenden Degeneration verwerten ließe. Auch MANZ (l. c.) hat schon früher bei den von ihm beobachteten Mißbildungen das »krümlige Aussehen des Nervenmarkes« verschiedener peripherer Nerven (l. c. S. 334) erwähnt, was wohl als Markscheidendegeneration zu deuten ist. Über den geringen Grad der beobachteten Degenerationen, ja über ihr Fehlen, darf man sich nach den vorherigen Auseinandersetzungen über das Alter der Amyelie nicht wundern.

Hierbei scheint mir noch ein Umstand Beachtung zu verdienen, der einen nicht unwesentlichen Grund für die Verzögerung der Muskeldegeneration bei der Amyelie wie für die Stärke derselben bei den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen darstellen dürfte. Wie ich schon in meiner Arbeit ausgeführt habe, besteht zwischen diesen beiden Arten von Mißbildungen ein gewichtiger Unterschied darin, daß bei den ersteren die Muskulatur sowohl während ihrer ersten Entwicklung wie auch eine geraume Zeit nachher mit dem unversehrten Zentralnervensystem in Zusammenhang gestanden hat, während dieses bei den WEBER-ALESSANDRINIschen Mißbildungen niemals der Fall war. Das Vorhandensein motorischer Nerven bei den amyelitischen Mißbildungen beweist, daß die Muskulatur schon hoch differenziert gewesen sein muß zur Zeit, wo das Nervensystem zugrunde ging.

Diesem Umstand hatte ich gemäß den Befunden eines HARRISONschen Experiments besondere Bedeutung zugeschrieben und hatte die Vermutung geäußert, daß die sehr frühzeitige Ausschaltung des Nervensystems, wenn sie auch die Entwicklung der Muskulatur nicht verhindert, doch eine größere Neigung zur Degeneration derselben zur Folge hat. Ich glaubte mich anderseits zu der Annahme berechtigt, daß umgekehrt Muskulatur, die nach ihrer Entwicklung noch eine mehr oder weniger lange Zeit mit dem Zentralorgan in Verbindung gestanden hat, sich den Degenerationsprozessen gegenüber, die in späterer Zeit nach Ausschaltung des Zentralorgans eintreten mußten, weit widerstandsfähiger verhält. Diese Annahme steht keineswegs, wie NEUMANN meint, damit im Widerspruch, daß ich gleichzeitig die Anschauung verteidigte, daß die Beeinflussung von seiten des Zentralnervensystems sich allmählich anbahnt, also in einer späteren Zeit größer ist als in einer früheren. NEUMANN hält es für eine »ganz merkwürdige und der Wahrscheinlichkeit entbehrende« Annahme, daß eine Ausschaltung des Zentralnervensystems in einer

Periode, wo der Einfluß normalerweise von größerer Bedeutung sein sollte, geringere Folgeerscheinungen nach sich ziehen sollte als in einer Periode, wo ein solcher Einfluß noch nicht existiert.

Meine Auseinandersetzungen über diesen Punkt scheint NEUMANN mißverstanden zu haben. Nicht dem Umstande schrieb ich Bedeutung zu, daß die Ausschaltung in der oder der Periode der Abhängigkeit der Muskulatur stattfindet, sondern daß sie im einen Falle vor der Verbindung der Muskulatur mit dem Zentralorgan, im andern, nachdem dieselbe lange Zeit im Zusammenhang mit demselben gestanden hat, vor sich gegangen ist. Diese Annahme hat nichts meinen sonstigen Anschauungen Widersprechendes. Man kann wohl annehmen, daß die Verbindung des Zentralorgans mit der Muskulatur zu deren Entwicklung nicht unbedingt notwendig ist, und doch anderseits, daß die mit dem Zentralnervensystem verbundene Muskulatur sich in gewissen Vorteilen gegenüber Schädlichkeiten, wie sie hier die spätere Ausschaltung der notwendigen nervösen Reize bedeutet, befindet. Es ist mir höchst interessant, daß RIGHETTI (l. c. S. 293) zu einem ganz ähnlichen Resultate für die Sinnesorgane kommt und die Ansicht ausspricht, daß die Unterbrechung der Hirnentwicklung zwar die morphologische Entwicklung der Sinnesorgane (Geruchs- und Gehörsorgan) nicht beeinträchtigt, aber doch die komplette histologische Differenzierung verzögert.

Diese Überlegung scheint mir auch heute einen wesentlichen Grund für die Differenz der Muskelbefunde bei den Mißbildungen darzubieten, und es würde mich deshalb nicht wundern, wenn selbst bei ausgetragenen amyelitischen Früchten die Muskeldegeneration niemals so hochgradig sein würde als bei den WEBER-ALESSANDRINIschen.

Meine Ausführungen dürften genugsam dargetan haben, daß ich noch heute mit Recht an meinen früheren Resultaten festhalten darf. Aber meine ganze Anschauung steht nicht so vollkommen mit der von Herrn Professor NEUMANN vertretenen im Widerspruch. Allerdings kann ich in keinem Falle die Berechtigung seiner ersten Periode anerkennen und muß die Selbstdifferenzierung der Muskulatur als eine so gut wie bewiesene Tatsache betrachten. Dagegen gebe ich gern zu, daß die Degeneration bei den amyelitischen Mißbildungen zum Teil deshalb nicht eintrat, weil die Muskulatur in der Zeit, die diese Mißbildungen erlebten, noch relativ unabhängig vom

Nervensystem ist, etwa entsprechend der II. Periode Neumanns. Nur ist meiner Meinung nach diese Unabhängigkeit auch zu dieser Zeit keine absolute mehr, und diese Periode reicht nicht bis zum Ende der Embryonalzeit. Was die letzten Monate des fötalen Lebens anbetrifft, so muß ich daran festhalten, daß in ihnen das Abhängigkeitsverhältnis sich sehr dem nähert, das uns vom ausgetragenen Individuum bekannt ist.

Frankfurt a. M., 6. Juli 1904.

Untersuchungen über die Hyperplasie an Rehgeweihen mit Berücksichtigung der übrigen Cerviden.

Von

Dr. **Eugen Botezat.**

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Czernowitz.)

Mit Tafel XXXVI.

Eingegangen am 4. Juli 1904.

Es ist allgemein bekannt, daß die Geweihe bei den Individuen der einzelnen Hirscharten, namentlich jener mit komplizierten Formen, durch regressive Entwicklung (das sogenannte Zurücksetzen) einerseits, durch Hyperplasie anderseits, durch individuelle Variation, sowie nicht selten durch die verschiedenartigsten Mißbildungen voneinander abweichende Formen bilden. Und, wiewohl hierdurch, wie ich für den Edelhirsch in einer jüngst erschienenen Arbeit[1]) gezeigt habe, der Typus der betreffenden Form im allgemeinen erhalten bleibt, so kann es doch unter Umständen vorkommen, daß derselbe auch verwischt wird, insbesondere dann, wenn es sich um gar bedeutende Mißbildungen oder um in hohem Grade regressiv entwickelte Formen (stark zurückgesetzte Geweihe) handelt. Von diesen Abweichungen werden diejenigen Geweihe am wenigsten betroffen, welche sich durch einfache Formtypen auszeichnen, so zwar, daß man trotz der abnormen Form den betreffenden Typus leicht zu erkennen vermag. In die erste Linie fallen neben den einfachen Geweihformen der verschiedenen ausländischen Hirsche die Geweihe unseres Rehes. An den Geweihen dieses Tieres tritt die Erscheinung der Hyperplasie nicht gerade selten auf, erstreckt sich aber gewöhnlich nur auf einzelne Teile derselben. Selten finden sich Geweihe vor, an denen vielfache hyperplastische Bildungen zu beobachten sind.

---

[1]) Botezat, E., Gestaltung und Klassifikation der Geweihe des Edelhirsches, nebst einem Anhange über die Stärke der Karpathenhirsche und die zwei Rassen derselben. Morpholog. Jahrb. Bd. 32. 1903.

Doch bevor ich auf die Besprechung der Hyperplasie an den Geweihen des Rehes eingehe, kann ich es nicht unterlassen, mich mit dem Begriff dieser Erscheinung im allgemeinen zu befassen, zumal derselbe noch unklar ist, da er seitens der Forscher noch verschiedenartig angewendet wird. Ich habe dies zwar schon in der genannten Schrift (S. 139) getan, allein in kurzen Worten und lediglich mit Bezug auf die Geweihe des Edelhirsches, von welchem Tiere ich auch Beispiele zur Beleuchtung des Gesagten heranzog. Auf Grundlage dieser Beispiele gelangte ich zur Erkenntnis, daß man unter Hyperplasie oder hyperplastischen Bildungen alles dasjenige zu verstehen habe, was über die dem jeweiligen Typus entsprechende Form oder über ein gewisses Verhältnis von Stirnzapfen- und Stangendicke hinausgreift. Allein in dieser Fassung des Begriffes erscheinen nicht alle Momente enthalten, welche zur Erscheinung der Hyperplasie gehören, daher finde ich es für notwendig, denselben hier zu erweitern. Danach ist unter Hyperplasie alles dasjenige zu verstehen, was über die dem jeweiligen normalen Typus entsprechende Form hinausgreift, wobei namentlich ein gewisses Verhältnis zwischen den Stirnzapfen einerseits, den Rosen, Stangen und Sprossen in bezug auf Länge, Dicke, Breite, Gabelung und Perlung anderseits überschritten wird.

Was die Geweihe des Rehbocks betrifft, so erstreckt sich die Hyperplasie für gewöhnlich namentlich auf die Länge der Stangen und Sprossen, auf die Anzahl und Größe der Perlen oder auf die Größe der Rosen. Seltener treten Verflachungen an den Stangen und Sprossen, sekundäre Gabelungen von Stangen und Sprossen, sowie Bildung von akzessorischen Sprossen, d. i. solchen, die zwar ihrer Natur nach als Sprossen erachtet werden können, aber nicht unter dem Einflusse des Gabelgesetzes, welches die Geweihbildung aller Cerviden durchaus beherrscht, sondern spontan inter- oder intrafurcal entstehen. Am allerseltensten sind aber alle genannten Bildungen oder die meisten gleichzeitig an einem und demselben Geweih zu finden. Sehr selten treten schaufelartige Verbreiterungen oder Verflachungen mit Zackenbildung am Rande auf, wie dies in der Regel bei *C. dama* und *C. alces*, seltener bei *C. vulgaris* (gewisse Geweihe in der Moritzburger Sammlung) der Fall ist. Auch das Überspringen eines Formtypus gehört in diese Kategorie. Sehr charakteristisch für das Rehgeweih ist die rückwärts an den Stangen unterhalb der ersten Gabelung auftretende Bildung einer sprossenartig verlängerten Perle. So sieht man, daß die Erscheinung der

Hyperplasie bald im Einklang mit dem Bifurkationsgesetze der Geweihbildung steht, wenn es sich um außergewöhnliche Gabelung von Stangenteilen und Sprossen handelt, bald unabhängig davon auftritt und sich auf die übrigen Erscheinungen erstreckt; sie hat aber oft einen bedeutenden Nachteil für das Tier im Gefolge, da ein derartiges Geweih als Waffe, namentlich dann, wenn die Hyperplasie größere Dimensionen annimmt, im allgemeinen schlechter zu gebrauchen ist, als ein einfaches, was insbesondere für die Geweihe des Hirsches gilt.

Über die Hyperplasie am Rehgeweih sagt RÖRIG[1]) folgendes: »Hyperplastische Bildungen produzieren selbst Rehgeweihe trotz ihrer einfachen Geweihform«. Dies beleuchtet er durch Anführen eines Rehgeweihes mit 10, eines mit 16 und eines mit ungerad 20 Enden, welch letzteres außerdem noch von beträchtlichen Dimensionen. Näheres sagt uns RÖRIG über diese Geweihe nicht, weshalb man eigentlich nicht weiß, wie man sich ihnen gegenüber zu verhalten hat. An andrer Stelle (III, S. 126 u. 127) führt er mehrere vielendige Rehgeweihe an, jedoch schon mit näheren Angaben. Ein Geweih mit Gabelung der rechtsseitigen, ein andres mit einer solchen der linksseitigen Vordersprosse, wobei diese Gabeln »in einer zur Vertikalebene der Schädelachse quer gestellten Ebene liegen«. Zwei Geweihe von ebensolcher Ausbildung besitzt RÖRIG selbst. Ferner tut er zweier Geweihe mit gegabelter Vordersprosse der Endgabel Erwähnung und eines, »dessen linksseitige Stange infolge Gabelungen und Teilungen der Sprossen acht, und dessen rechtsseitige Stange aus gleicher Ursache zehn Enden zeigte«. Die Länge des Geweihes betrug 23 cm. »Gabelung der Vorder- und Hintersprosse der linksseitigen Stange« zeigte ein Geweih von 500 g Gewicht. Ob an dem einen dieser Geweihe beide Vordersprossen gegabelt waren, ist allerdings nicht gesagt. Jedenfalls ist aber aus den angeführten Beispielen zu ersehen, daß beide Augsprossen[2]) nicht gegabelt sind, beziehungsweise, daß dies wenigstens nicht gesagt ist. Es muß etwas befremden, daß RÖRIG nicht auf die von BLASIUS[3]) erwähnten Fälle zurückgekommen ist. Denn dieser Forscher sagt in der Beschreibung des Entwicklungs-

[1]) RÖRIG, A., Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. I u. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. X. 1900. III u. IV. Ebenda Bd. XI. 1901.

[2]) Ich bezeichne die Vordersprossen als Augsprossen und weise hier auf eine besondere Arbeit hin, welche demnächst veröffentlicht werden soll, in welcher ich den Nachweis für die Berechtigung hierzu erbringen werde.

[3]) BLASIUS, J. H., Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa. Braunschweig 1857.

ganges der Rehgeweihe folgendes: »Mit dem Sechser schließt gewöhnlich die Gesamtentwicklung ab, indem der Rehbock in der Regel dieselbe Zahl von Enden wiederholt; die normale Entwicklung kann jedoch weiter fortschreiten. Beim Achter teilt sich die über der zweiten Gabel oder Kniebiegung nach oben oder nach hinten gerichtete Spitze aufs neue, und setzt eine Nebensprosse ab. Der Zehner ist die höchste normale Entwicklung des Rehgehörns, die ich kenne. Er entsteht, wenn die beiden oberen Spitzen des Sechsers sich gabelig zerteilen. Das Gehörn besteht dann aus einer vorderen Mittelsprosse, einer oberen Endgabel, und einer hinteren Nebengabel. Gehörne dieser Form kenne ich nur aus Syrmien und Kroatien.«

Diese soeben angeführten Formen, welche BLASIUS als zum normalen Entwicklungsgang gehörig erwähnt, gehören offenbar zu den hyperplastischen Bildungen, da sie nur sehr selten auftreten und, wiewohl hierdurch die Geweihe eine bestimmte typische Form erhalten, indem es zu einer Art Kronenbildung kommt, eine Krone am Rehgeweih normalerweise nicht entwickelt wird. Das Rehgeweih ist vielmehr ein auf einer frühen geologischen Entwicklungsstufe zurückgebliebenes, einfaches, von den Urformen nur wenig abweichendes Geweih. Aus gleichen Ursachen müßte man, BLASIUS folgend, auch die von RÖRIG erwähnten Geweihe mit einseitig entwickelter Gabelung der Augsprossen und um so viel mehr solche mit beiderseitig entwickelter Gabelung dieser Sprossen, als normal entwickelte bezeichnen. Wir tun dies aber nicht, da derartige sekundäre Gabelungen an Geweihen auftreten, welche sich außerdem durch besondere Größe und Stärke, wie auch durch mächtige Entwicklung der Rosen und der Perlen, sowie noch unter Umständen durch Bildung von akzessorischen Sprossen auszeichnen. Da aber diese letzteren Erscheinungen zu den hyperplastischen Bildungen gehören, so folgt auch daraus, daß die genannten durch sekundäre Gabelung hervorgegangenen Sprossen mit zu den hyperplastischen Bildungen gehören.

Als ein ausgezeichnetes Beispiel vielfacher Hyperplasie führe ich hier ein Geweih vor (siehe die Abbildungen 1 und 2), welches sich im Privatbesitze des Herrn Oberforstrates W. ECKEL befindet. Dieses Geweih ist übrigens, meines Wissens nach, das erste, welches nun öffentlich bekannt wird, an dem beide Augsprossen gegabelt sind. Rechnet man noch hinzu, daß über Geweihe von Hirschen und Rehen aus dem Karpathengebirge im allgemeinen nur sehr wenige Mitteilungen vorliegen, am allerwenigsten aber von den östlichen Abhängen desselben, so ist dieses Geweih schon aus diesem Grunde

allein der Veröffentlichung wert, zumal es von einem Rehbock stammt, welcher in freier Wildbahn unter durchaus natürlichen Verhältnissen gelebt hat. Sein Träger wurde im Jahre 1894 im Walde von Vicov, einem am linken Ufer des Sutschawaflusses und zwar unweit seines Hervortretens aus dem Gebirge ins Flachland gelegenen Dorfe, erlegt.

Das Geweih ist breit ausgelegt und besitzt bei einem Gewichte von 450 g starke Stangen und Sprossen mit stellenweisen Verbreiterungen und einem reichen Besatz von mächtigen Perlen. Daß es von einem alten Bock stammt, dafür spricht die Dicke und relativ geringe Höhe der Stirnzapfen. Die Entfernung der inneren Rosenränder von der Stirnbeinnaht beträgt 12 mm, der Umfang der Stirnzapfen rechts 79 mm, links 84 mm. Die rechte Rose ist bei einem Umfang von 170 mm nicht nur in dieser Beziehung, sondern auch in Hinsicht der reichlichen Auszackungen hyperplastisch entwickelt. Ebenso verhält sich auch die linke Rose, welche jedoch bei einem Umfang von 175 mm noch stärkere Auszackungen zeigt. Am stärksten sind diese Auszackungen, wie dies übrigens an Rehgeweihen auch sonst der Fall ist, rückwärts entwickelt. Die Form der rechten Stange ist mit Ausnahme der Augsprosse (*I*) normal entwickelt. Die Stange ist, wie erwähnt, recht stark und mit reichlichen Perlen besetzt. Rückwärts sind die Perlen sehr stark entwickelt; die meisten sind ein bis mehrere cm, die größte erreicht bei wiederholter Auszackung und Knotenbildung eine Länge von 35 mm. Unterhalb der ersten Gabelung (Ansatzstelle der Augsprosse) ist die Stange verbreitert und hat einen Umfang von 95 mm. Das nächste Stangenintervall bis zur zweiten Gabelung, wo es einen Umfang von 73 mm aufweist, ist innen reich geperlt und 70 mm lang. Die 60 mm lange, nach aufwärts gerichtete, an der Spitze schwach nach außen gebogene Mittelsprosse (*II*) ist etwa in der Mitte ihrer Länge knotig verdickt und schwach geperlt, ebenso die gleichlange Endsprosse (*III*) oder der distale Stangenteil. Die abgeflachte Augsprosse setzt sich mit einem Basisumfang von 72 mm der Stange an, bildet nahe der Basis nach außen eine beinahe als akzessorische Sprosse zu bezeichnende geperlte Verdickung und zeigt einen durch die Gabelung bedingten leierartig geschwungenen Verlauf. Die Gabelung ist allerdings keine ausgesprochene, aber immerhin deutlich zu erkennen. Die hierdurch entstandene, wegen der Kürze der inneren Sekundärsprosse nur unvollständige Gabel, liegt in einer zur Ebene, in der die primären Sprossen der Stange liegen, senkrechten Ebene. Die Entfernung von der Gabelbucht zwischen Augsprosse und Stange bis zur knotig verdickten Spitze der

äußeren Sekundärsprosse beträgt 69 mm. Auch diese Sprosse ist geperlt und zwar am stärksten gegen die Gabelbucht hin und nach innen zu, d. i. gegen die Mediane des Geweihs.

Die linke Stange ist fast in jeder Beziehung stärker entwickelt als die rechte. Die Perlen sind stärker, länger und größer an Zahl. Die längste Perle ist 42 mm lang und sprossenartig entwickelt, wie dies an Rehgeweihen, namentlich an solchen, deren Stange unterhalb der ersten Gabelung während der Kolbenzeit verletzt worden und infolgedessen an dieser Stelle knotig verdickt ist, oder an nicht pathologisch veränderten, aber hyperplastisch entwickelten, sowie namentlich an den Geweihen gezähmter Böcke, nicht selten zu beobachten ist. Die Längendimensionen an dieser Stange übertreffen, um mich hierüber kurz zu fassen, diejenigen an der rechten Stange um etwa 10 mm. Die Augsprosse, mit der rechten fast vollkommen symmetrisch gebaut, ist ebenso gegabelt, nur ist die innere Sekundärsprosse derselben etwas länger, weshalb die Gabelung hier mit großer Deutlichkeit hervortritt; es fehlt ihr aber jener äußere Ansatz einer akzessorischen Sprosse. Beide Augsprossen zusammengenommen haben die Form einer Leier. Der Umfang dieser Stange ist etwas größer, namentlich jener des Stangenintervalls zwischen dem Ansatze der Augsprosse und der distalen Gabelung, wo er bei der starken Verflachung desselben 80 mm beträgt, während der entsprechende Stangenteil rechts bei mehr oder minder kreisförmigem Durchschnitt einen Umfang von 65 mm hat. Diese außergewöhnliche Verflachung ist bedingt durch eine wiederholte Gabelung. Etwa 1 cm oberhalb der Ansatzstelle der Augsprosse bildet die nach rückwärts geknickte Stange eine Gabel, wodurch sie sich nach innen und außen hin abflacht. Die hierdurch entstandene reichlich geperlte und unregelmäßig verdickte Gabelsprosse, welche nach innen und rückwärts gekehrt ist, hat eine Länge von nahezu 5 cm. Vom Ansatze der Augsprosse führt eine flache geperlte Leiste zu dieser Gabel sowohl, wie auch hinüber zur Stange, wodurch zwischen der flachen Augsprosse, dem oberen Stangenteil und der in Rede stehenden Sprosse eine mulden- oder napfartige Vertiefung gebildet wird, welche im Verein mit den genannten Verflachungen und der Sprosse, beziehungsweise den weiter oben stehenden Elementen, dem Gebilde ein Aussehen geben, welches mit der namentlich an hyperplastischen Hirschgeweihen nicht selten auftretenden sogenannten Becherkrone die größte Ähnlichkeit hat. Ungefähr 2 cm vom Ansatze der erwähnten Sprosse gabelt sich die Stange abermals, indem sie sich auch nach außen hin verflacht, und

liefert eine weitere nach außen und vorn gerichtete geperlte, jedoch nur etwa 1,5 cm lange Sprosse. Auch von dieser Gabelbucht zieht eine flache Leiste nach aufwärts, wodurch im Verein mit der flachen Leiste von der erst genannten Sprosse die Stange auch von dieser zweiten Sprosse nach aufwärts ihre flache Beschaffenheit bis zur Bildung der normalen distalen Gabel behält. Diese letzte Gabel hat in bezug auf die Form nichts Abnormes beziehungsweise Hyperplastisches aufzuweisen, wohl aber in Hinsicht ihrer Größenverhältnisse; ihre Sprossen, welche jene der rechten Distalgabel an Dicke sowohl, wie auch an Länge etwas übertreffen, sind auch zugleich stärker geperlt.

Im übrigen kann uns ein Blick auf die beigefügten Photographien dieses Geweihes eine bessere Vorstellung von der Beschaffenheit desselben geben, als eine weitläufige Beschreibung. Erwähnenswert ist noch für eine richtige Vorstellung über die schon erwähnte breite Auslage dieses Geweihes, daß die Entfernung vom Ende der einen Mittelsprosse bis zu jenem der andern 190 mm beträgt. Denn die breite Auslage ist aus den Figuren nicht ersichtlich, weil das Geweih sowohl in der Vorder- als auch in der Hinteransicht schräg aufgenommen wurde. Die Gesamtlänge der Stangen einschließlich der Mittelsprosse beträgt 250 mm.

Jedenfalls ist dieses Geweih ein seltenes Beispiel vielfacher Hyperplasie. Letztere betrifft die Größe und die Auszackung der Rosen, die Dicke und die Perlung der Stangen und der Sprossen, die Gabelungen beider Augsprossen, die starke Verflachung der Stange oberhalb derselben und, wenigstens links, die Bildung von akzessorischen Gabeln; schließlich die Länge der Stangen und der Sprossen. Denn es muß darauf hingewiesen werden, daß die Hyperplasie und zwar namentlich an Rehgeweihen im allgemeinen durchaus nicht selten zum Vorschein tritt, jedoch selten in vielfacher Art an einem und demselben Geweih, wie ich dies schon oben erwähnt habe. Man kann nicht selten normal entwickelte Geweihe mit bloß hyperplastischen Rosen beobachten. Als ein geradezu typisches Beispiel in dieser Hinsicht möchte ich eines Geweihes Erwähnung tun, das sich in meiner Privatsammlung befindet und das von einem Rehbock aus den Wäldern an den Abhängen der Karpathen, in der Nähe des Dorfes Marginea bei Radautz, also wieder von einem Bukowinaer Rehbock stammt. Es war ein alter, starker Bock, was übrigens auch aus der Dicke der Stirnzapfen hervorgeht, welche einen Umfang von 83 mm aufweisen. Am Grunde, d. i. unmittelbar über den Rosen, sind die Geweihstangen dicker und verjüngen sich nach oben zusehends, so

daß das Geweih im ganzen gar bald normale, in der distalen Gabel sogar subnormale Dimensionen annimmt. Beide Stangen zeigen allerdings rückwärts zum Teil hyperplastisch entwickelte Perlen, aber diese Hyperplasie bleibt bei weitem zurück hinter den mächtig entfalteten, mit überaus reichlichen und dicht angeordneten Auszackungen an der Peripherie versehenen Rosen. Der Umfang derselben beträgt rechts 190 mm, links 180 mm. Die Länge der Stangen von 220 mm ist normal. Auf die abnorme Beschaffenheit der rechten Stange dieses Geweihs infolge eines in der Kolbenzeit erlittenen Bruches einzugehen, ist hier nicht der Ort, weshalb ich dieses Phänomen übergehe. Hingegen ist es angezeigt, der distalen Endgabel an der linken Stange einige Worte zu widmen. Diese ist nämlich, wie schon erwähnt wurde, subnormal, d. i. regressiv entwickelt. Die Mittelsprosse (*II*) beträgt kaum über 15 mm, die Endsprosse (*III*) 20 mm, während doch an Rehgeweihen von mittlerer Stärke die Länge der Sprosse *II* durchschnittlich 60 mm, die der Sprosse *III* gleich jener der Augsprosse (*I*) durchschnittlich 50 mm beträgt. Am auffallendsten ist die schwache Entwicklung der Mittelsprosse, welche doch sonst allgemein am Rehgeweih eine typische Stellung und Richtung hat, wobei sie als allerdings scheinbar direkte Fortsetzung der Stange den andern gegenüber auch am stärksten entwickelt ist. Nichtsdestoweniger sieht man diese Erscheinung an dem in Rede stehenden Geweih nicht verwirklicht, sei es nun der hyperplastischen Entwicklung der Rose wegen, oder wegen der durch Blutverlust nach dem (in der Kolbenzeit) erfolgten Bruche der rechten Stange eingetretenen Schwächung. Ich glaube für das erstere eintreten zu müssen, da sonst durch den Blutverlust auch die Rosen beeinflußt worden wären, was aber nicht der Fall war, da sie ja sogar hyperplastisch sind. Der Bruch und die infolgedessen eingetretene Schwächung hat vielmehr nur die oberhalb desselben zur Entwicklung gelangenden Teile der gleichnamigen Stange beeinflußt und ist sonst auf die Allgemeinentwicklung des Geweihs ohne Einfluß geblieben. Übrigens bestätigt es sich nicht selten, daß an Geweihen alter Böcke und Hirsche die unteren Partien ausnehmend stark entwickelt sind, während die oberen und namentlich die Sprossen an Länge und Stärke in keinem normalen Verhältnis dazu stehen. Aus den angeführten Tatsachen geht hervor, daß die Hyperplasie des einen Geweihteiles oft eine regressive Entwicklung eines oder mehrerer andrer Geweihteile mit sich bringt. Dies glaube ich durch Anführung weiterer Beispiele andrer Art noch mehr bestärken zu können.

Im Jahre 1902 schoß ich in Putna einen starken Bock, dessen linke Augsprosse bei normalen Dimensionen dieser Stange eine Länge von 90 mm zeigt, während die Sprossen der terminalen Gabel in bezug auf Länge und Dicke subnormal sind; ihre Länge beträgt je 40 mm. Auch die Perlung ist an diesem Geweih sehr dürftig entwickelt, ja an der Vorder- und Innenseite gar nicht zur Entwicklung gelangt. Die Rosen sind im Verhältnis zur Dicke der Stirnzapfen als normal zu bezeichnen. Was die linke Stange dieses Geweihes betrifft, so ist sie abnorm entwickelt, dies hat jedoch seinen Grund in dem im unteren Stangenteil erfolgten Bruch während der Kolbenzeit, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann. Ein andres Beispiel: An einer Stange eines sonst normalen Rehgeweihes von mittlerer Stärke ist die Mittelsprosse hyperplastisch in bezug auf ihre Länge (sie beträgt 83 mm) entwickelt, die Aug- und die Endsprosse sind normal, ebenso die Rose, dagegen ist die Stange verhältnismäßig dünn und entbehrt geradezu vollständig der Perlung.

Ein Geweih meiner Sammlung von mittlerer Stärke zeigt in bezug auf Größenverhältnisse normale Rosen, die jedoch sehr stark und zierlich gekraust sind. Auch die Perlung ist dicht und zierlich. Die Stangen und Sprossen sind hyperplastisch verlängert. Dafür ist an der rechten Stange die Endsprosse subnormal (31 mm lang), während sie an der linken Stange gar nicht entwickelt, bzw. bloß durch eine Kante angedeutet ist. Die Länge der rechten Stange von der Rose bis zur Spitze der Mittelsprosse beträgt 248 mm, jene der linken 256 mm. Die Entfernung zwischen den Enden der beiden Mittelsprossen beträgt bloß 155 mm, woraus erhellt, daß die Stangen einen steilen Verlauf mit geringer Ausladung zeigen.

Ich habe hier einige Geweihe mit positiven Daten deshalb vorgeführt, um aus ihnen die verschiedensten Variationen klarzulegen, welche dieselben infolge der einen oder der andern hyperplastischen Erscheinung erfahren. Damit soll aber nicht etwa die Seltenheit dieser gewissen Erscheinungen betont sein, sondern im Gegenteil glaube ich, daß eine jede, auch die kleinste, Rehgeweihsammlung die verschiedenartigsten Beispiele dieser Art liefern kann. Aus der Häufigkeit dieser Vorkommnisse geht aber hervor, daß die partielle Hyperplasie, d. i. eine solche, die nur einzelne Geweihteile betrifft, an den Geweihen des Rehes und wohl auch der Hirsche durchaus nicht selten, ja geradezu recht oft zum Vorschein kommt. Diese ist jedoch nicht ohne Einfluß auf den Habitus des Geweihes, denn in der Regel kann man die Beobachtung machen, daß die Hyper-

plasie gewisser Geweihteile oft eine regressive Entwicklung andrer Teile mit sich bringt.

Als klassisches Beispiel mit Rücksicht auf Längendimensionen und Perlung, sowie auch in Hinsicht der Auslage kann ich nicht umhin, ein Geweih vorzuführen, welches in Fig. 3 abgebildet ist und das sich im Privatbesitze des Herrn Ingenieurs A. Heinrich befindet. Es stammt von einem Rehbock aus den Vorbergen der Bukowinaer Karpathen (wahrscheinlich aus der Gegend von Putna), welcher vor etwa 2 Jahren erlegt wurde; also wieder von einem in freier Wildbahn unter durchaus natürlichen Bedingungen aufgewachsenen Bock von mittlerer Stärke, was sich aus dem Umfange der Stirnzapfen (80 mm) schließen läßt, und hat ein Gewicht von 400 g. Die Stirnzapfen stehen weit voneinander ab (30 mm, in der Mitte ihrer Höhe gemessen). Ihnen sitzen dem Umfange derselben sowohl in bezug auf Größe als auch auf Auszackung entsprechend normale Rosen auf — der Umfang derselben beträgt beiderseits 120 mm —. Die Stangenlänge beträgt von der Rose bis zur Spitze der Mittelsprossen an beiden Seiten 300 mm, die Augsprosse rechts 64 mm, links 60 mm, die Mittelsprosse rechts 90 mm, links 95 mm, die Endsprosse rechts 7 mm, links 68 mm. Die erste Gabel setzt sich in einer Höhe von 130 mm, die zweite in einem Abstande von 70 mm, von Gabelbucht zu Gabelbucht gemessen, an. Die Dicke der Stangenteile ist dem Umfange der Stirnzapfen proportioniert. Die Perlung ist eine überaus reiche, und die meisten Perlen sind über 1 cm lang, dabei verbreitert und mit zahlreichen Auszackungen versehen. Die längsten Perlen sind rückwärts unmittelbar über den Rosen. Sie sind über 30 mm lang, stark verflacht bzw. gabelig geteilt und wie alle übrigen vielfach gezackt und gerunzelt. Das Interessanteste an diesem Geweih ist aber vielleicht die überaus weite Divergenz (Auslage). Sie beträgt zwischen den Spitzen der Augsprossen 193 mm, zwischen jenen der Mittelsprossen 299 mm und jenen der Endsprossen 115 mm. Sonst stellt dieses Geweih den reinsten Typus des Rehgeweihes vor, und es ist nirgends auch nur die geringste Spur einer Bildung von sekundären Gabeln oder Sprossen sowie von akzessorischen Gabeln oder Sprossen zu beobachten. Es erstreckt sich die Hyperplasie an diesem Geweih lediglich auf die Länge der Stangen und Sprossen sowie auf die Perlung. Die weite Divergenz aber ist eine Folgeerscheinung der bedeutenden Entfernung der Stirnzapfen einerseits und der überaus großen Länge der Stangen.

Es kann nicht unerwähnt gelassen werden, daß unter Umständen auch die niederen Geweihstufen von der Hyperplasie betroffen werden können. Diese aber bieten im Verhältnis zu den vollständig ausgebildeten zweigabeligen Geweihen nichts Ausnehmendes, weshalb es überflüssig ist, auf dieselben näher einzugehen.

Was die natürlichen Faktoren und Ursachen betrifft, wodurch hyperplastische Bildungen entstehen, so sind diese in erster Linie günstigste Ernährungs- und sonstige Lebensbedingungen; denn die Erfahrung lehrt, daß gezähmte Rehböcke, welche in der direkten Hege und Pflege des Menschen stehen, trotz des an Größe zurückbleibenden Körpers fast ausschließlich hyperplastische Geweihe entwickeln. Ich mache jährlich diese Erfahrung an meinen gezähmten Rehen. Aber auch die individuelle Variation sowie die Vererbung spielen beim Hervorbringen hyperplastischer Geweihe eine nicht unbedeutende Rolle.

Zum Schlusse dieser Schrift schreitend, kann ich es nicht unterlassen, nochmals hervorzuheben, daß die Erscheinung der Hyperplasie in den hier vorgeführten Formen von den Beobachtern bisher noch nicht erfaßt worden ist, sondern nur in jenen Fällen Berücksichtigung fand, wo sie in drastischer Weise auftrat. Ich habe auch schon erwähnt, daß hyperplastische Geweihe als Waffe ihren Trägern im Brunftkampf eher Schaden als Nutzen bringen. Die hier festgestellte Tatsache, daß, wenn einzelne Geweihteile hyperplastisch entwickelt sind, andre eine regressive Bildung erfahren, ist wohl als eine natürliche Reaktion gegen die übermäßige Entwicklungstendenz aufzufassen, wodurch das betreffende Geweih die Vorteile einer leichteren oder bequemeren Handhabung als Waffe beibehält. Übrigens mögen gewisse hyperplastische Bildungen den Kämpfern auch direkte Vorteile bieten, so z. B. breite starke Rosen bei einem sonst normalen und nur schwach geperlten Geweih, oder die hyperplastisch verlängerten Aug- und Mittelsprossen. Für das letztere scheint mir die Tatsache zu sprechen, daß an sonst normalen Geweihen die Endsprossen niemals hyperplastisch entwickelt sind, dagegen sind sie, wie wir oben gesehen haben, sogar regressiv entwickelt an solchen Geweihen, bei denen die Aug- oder Mittelsprosse oder beide hyperplastisch entwickelt sind. Mitunter sind die Augsprossen nur schwach entwickelt oder bloß durch eine Kante angedeutet, dann ist in der Regel die Mittelsprosse stark entwickelt, wodurch die fehlende wenigstens teilweise rekompensiert wird. Übrigens fasse ich die geringe Ausbildung der Augsprosse als eine Entwicklungshemmung auf,

hervorgerufen durch zumeist unbekannte Ursachen, welche dem Träger ebensowenig zum Vorteil gereichen wie anderseits ein monströses Geweih. Daß aber einzelne, allerdings starke und kräftige Rehböcke durchaus hyperplastische Geweihe von komplizierter Form und großem Gewicht produzieren, welches, nebenbei bemerkt, eine überaus seltene Erscheinung ist, wie die zwei hier vorgeführten und abgebildeten Geweihe, ist wohl die Folge einer bedeutenden Lebenskraft respektive Individualpotenz, vermöge welcher auch die Körperkraft des betreffenden Individuums eine so hohe ist, daß es das schwere und auch sonst unvorteilhafte Geweih dennoch mit Vorteil als Waffe führen kann.

Ich möchte schließlich nur noch darauf hinweisen, daß nicht nur die zwei vorgeführten seltenen Geweihe von Karpathenrehen der Bukowina stammen, sondern, daß ich auch alle hier vorgebrachten Beobachtungen an Geweihen von ausschließlich Bukowinaer Böcken gemacht habe, was, wie ich glaube, wenigstens insofern von allgemeinem Interesse sein wird, als aus diesen Gegenden unsres Festlandes derlei Beobachtungen, wenn auch vielleicht nicht ganz und gar nicht, so doch wenigstens derart sporadisch vorliegen, daß sie keine nähere Einsicht in die hierortigen diesbezüglichen Verhältnisse gestatten. Ich brauche kaum noch hervorzuheben, daß die Wildhege hierzulande gleich Null zu setzen ist, woraus wieder folgt, daß sich die Beobachtungen auf Tiere erstrecken, die fast ausschließlich unter durchaus natürlichen Verhältnissen leben.

Die vorliegende Schrift ist, soweit ich die Literatur über die Geweihe der Cerviden beherrsche, die erste, welche sich speziell mit der Erscheinung der Hyperplasie beschäftigt. Die vorgeführten Tatsachen erstrecken sich zwar nur auf die Geweihe von *Capreolus*, sie stimmen aber zum größten Teil auch mit den hyperplastischen Bildungen überein, welche an den Geweihen des Edelhirsches zu beobachten sind. Die Verschiedenheiten erstrecken sich einerseits beim Rehgeweih auf die Rosen und die diesem Geweih charakteristischen Perlen, anderseits beim Hirsch namentlich auf die Krone. Einiges über die Erscheinung der Hyperplasie am Hirschgeweih habe ich schon in der obengenannten Arbeit erwähnt. Hier glaube ich es nicht unterlassen zu dürfen, eines Hirschgeweihes Erwähnung zu tun, welches sich im Besitze des Apothekers und Bürgermeisters von Sereth Herrn Franz Beill befindet. Es ist subfossil, und gehört außer Zweifel der Art *C. vulgaris* (*elaphus*) an. Es wurde angeschwemmt im Serethfluß gefunden und zählt ungerad 28 Enden,

gehört aber nach der von mir eingeführten Bezeichnungsweise zum vierten Kronentypus, also dem regelrechten Achtzehnender an. Alle überzähligen Sprossen und Zacken in der Krone — namentlich ist die Krone der linken Stange rosettenförmig, welche eine entfernte Ähnlichkeit mit der Krone des berühmten 66-Enders der Sammlung im königl. sächs. Jagdschloß Moritzburg hat —, die akzessorischen Gabelungen, die Größe der Rosen, Länge der Sprossen, die Verflachungen in der Krone sowie eine zwischen der Eis- und Mittelsprosse der linken Stange, jedoch an der Innenseite hervorgewachsene akzessorische Sprosse, die ungefähr parallel mit der Stange nach aufwärts verläuft und wegen ihrer besonderen Dicke und Länge einer dritten Stange gleicht, geben dem Geweih ein durchaus hyperplastisches Gepräge, zumal es über die Mittelgröße reicht und ein Gewicht von ungefähr 15—20 kg haben dürfte. Die rechte Krone ist becherförmig und recht ähnlich den Kronen jener in der Moritzburg aufbewahrten, von einem und demselben Hirsch abgeworfenen Geweihe, welche MEYER[1]) in seinem Werke abgebildet hat. Während aber der Träger dieser Geweihserie sowie jene der meisten Trophäen der Moritzburg wohl Tiergartenhirsche waren, stammt das hier erwähnte Geweih unzweifelhaft von einem freien Naturhirsch des Bukowinaer Karpathenabhanges.

Um nun auch die übrigen Hirsche in das Gebiet dieser Betrachtungen einzubeziehen, kann erwähnt werden, daß die indizierten Tatsachen auch auf diese ausgedehnt werden können, natürlich mit Rücksichtnahme auf die speziellen Charaktertypen der betreffenden Cervidenarten.

Die vorliegende Untersuchung der hyperplastischen Bildungen hat zu mehrfachen Ergebnissen geführt, welche nun der leichteren Übersicht halber in zusammenfassender Weise dargestellt werden sollen. Dies kann kaum besser als durch die folgende tabellarische Zusammenstellnng bewirkt werden. Die in derselben enthaltenen Tatsachen beziehen sich zwar direkt auf die Geweihe von *Capreolus*, können aber sinngemäß auch auf die hyperplastischen Bildungen an den Geweihen der andern Cerviden ausgedehnt werden, indem die Erscheinung der Hyperplasie keine andern Teile betrifft als diejenigen, welche auch am Rehgeweih von ihr betroffen werden, wie dies bereits hervorgehoben worden ist.

---

[1]) MEYER, A. B., Die Hirschgeweihsammlung im königlichen Schlosse zu Moritzburg bei Dresden. Dresden 1883.

Übersichtstabelle der hyperplastischen Geweihbildungen.

A. **Partielle Hyperplasie** (erstreckt sich nur auf einzelne Geweihteile und kommt nur an einer oder an beiden Geweihhälften zum Vorschein):

- I. hyperplastische **Rosen** (groß, breit, reichlich gezackt),
- II. hyperplastische **Länge**
  - 1. der Stangen
    - a. ohne Einfluß auf die Sprossenlänge,
    - b. mit Reduktion einer, zweier oder aller Normalsprossen,
  - 2. der Sprossen
    - a. ohne Einfluß auf die Länge der übrigen Sprossen,
    - b. mit Reduktion einer, mehrerer oder aller übrigen Normalsprossen,
- III. hyperplastische **Dicke**
  - a. der Stangen (mit oder auch ohne Einfluß auf die übr. Geweihteile),
  - b. der Sprossen (mit oder ohne Einfluß auf die übrigen Geweihteile),
- IV. hyperplastische **Verflachungen**
  - a. von Stangenteilen,
  - b. der Sprossen,
- V. hyperplastische **Gabelungen**
  - a. der Stangen,
  - b. der Sprossen,
- VI. hyperplastische **Perlung** (der Stangen und Sprossen),
- VII. **akzessorische Sprossen** (an den Stangen oder an den Sprossen),
- VIII. **progressive Geweihbildung** (das Überspringen von Entwicklungsstufen).

B. **Vielfache Hyperplasie** (umfaßt alle sub A genannten Vorkommnisse in der verschiedensten Paragenesis und kann eine oder beide Stangen zumal in verschiedener Weise betreffen).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXVI.

Die Abbildungen stellen vom Verfasser im Verein mit dem h. o. Kammerphotographen Herrn J. Krzanowski photographisch aufgenommene Rehgeweihe dar. In denselben bedeutet:

I Vorder- oder Augsprosse,
II aufrechte oder Mittelsprosse,
III Hinter- oder Endsprosse.

Fig. 1. Hyperplastisches Rehgeweih mit ungerad 12 Enden. Beide Augsprossen sind gegabelt. 1 : 3,57 natürl. Größe. Im Besitze des Herrn Oberforstrates W. Eckel, Forstinspektor der Bukowina.

Fig. 2. Das in Fig. 1 dargestellte Geweih von rückwärts gesehen. Man sieht die zahlreichen überaus großen Perlen an den Stangen und den Rosen.

Fig. 3. Normalsprossiges Rehgeweih mit hyperplastisch verlängerten Stangen und Sprossen. Die Perlung ist überaus reich. 1 : 4,76 natürl. Größe. Im Besitze des Herrn Stadtrates A. Heinrich.

Beide Geweihe stammen von Rehböcken aus den östlichen Abhängen der bukowinaer Karpathen.

Besprechungen.

Pathologische Pflanzenanatomie. In ihren Grundzügen dargestellt von Dr. ERNST KÜSTER, Dozent für Botanik an der Universität zu Halle a. S. Mit 121 Abbildungen im Text. gr. 8. Jena, G. Fischer, 1903. VII u. 312 S. M. 8.—.

In dem vorliegenden Buche wird zum ersten Male der wohlgeglückte Versuch gemacht, eine allgemeine Pathologie der Pflanzen aufzubauen. In der Einleitung grenzt der Verfasser sein Gebiet gegen andre ab. Die physiologische Wertigkeit eines Gewebes dient ihm zum Kriterium: Alle die Gewebe, die für die Pflanze den Ausfall oder die Abschwächung irgendeiner Funktion bedeuten, werden als pathologische bezeichnet. — Für die Einteilung seines Stoffes geht der Verf. von histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten aus und ordnet danach die Fülle des Materials in fünf große, durch die Begriffe der allgemeinen Pathologie des Menschen vorgezeichnete Gruppen: 1. Restitution, 2. Hypoplasie, 3. Metaplasie, 4. Hypertrophie, 5. Hyperplasie.

Für die Restitution der Zelle werden eingehend die Regeneration der Membran und die Bedingungen, unter welchen sie erfolgt, geschildert (über die Regeneration andrer Zellbestandteile ist zur Zeit nichts Sicheres bekannt); für die Restitution der Gewebe, bei welcher nicht die verletzten Zellen, sondern intakte Zellen der Nachbarschaft der verwundeten durch Wachstum und Teilung den Ersatz bewirken, werden die Vorgänge an den Rhizoïden, am Periderm, an den Leitbündeln usw. dargestellt.

Hypoplasie, Bildungshemmung, kann sich auf die Zahl, Größe oder Differenzierung der Zellen beziehen. Der erste Fall liegt vor, wenn z. B. im Mesophyll des im Schatten erwachsenen Blattes von *Fagus silvatica* nur die Hälfte der Schichten oder weniger sich finden als in dem Sonnenblatt, oder wenn an Zwergbildungen die sekundären Gewebe spärlich oder gar nicht entwickelt sind. Die Größe der Zellen kann beeinträchtigt sein durch einen »übereilten« Teilungsmodus, oder durch das Ausbleiben des Streckenwachstums, oder durch frühzeitiges Einstellen ihres ganzen Entwicklungsganges. Die Differenzierung der Zelle kann hinsichtlich der Form, der Ausbildung der Membran oder der Inhaltskörper vorzeitig zum Abschluß kommen. So enthalten z. B. Nadeln von *Pinus austriaca*, die sich bei ununterbrochener Beleuchtung entwickeln (nach BONNIER[1]), statt der normalen Armpalisadenzellen einfache polyedrische Parenchymelemente. Für die Zellmembran führt der Verf. viele Fälle an, z. B. daß bei allen Gewächsen mit unzulänglichem Transpirationsstrom die Cuticula der Epidermiszellen nur eine schwache Entwicklung erfährt, daß infizierte *Crataegus*-Zweige Markstrahlen haben, die unverholzt bleiben. Von den Inhaltskörpern werden hauptsächlich die Chromatophoren behandelt, deren Zahl und Qualität hinter der Norm zurückbleiben kann.

Die Hypoplasie in der Differenzierung der Gewebe ist bei den Pflanzen sehr verbreitet. Ein Gewebe, in dem sich normalerweise bestimmte Zellindividuen oder Zellgruppen anders ausgestalten als die benachbarten, bleibt in abnormalen Fällen homogen. Sie ist stets das Resultat mangelhafter Ernährung. Nach Darstellung zahlreicher und mannigfaltiger Beispiele wendet sich KÜSTER gegen die teleologische Auffassung der Erscheinungen aus dem Gebiete der Hypoplasie: Durch die Auffassung, daß eine Pflanze z. B. bei Feuchtkultur bestimmte Gewebeformen nicht entwickeln »kann«, kommen wir wohl der Wahrheit näher als mit der Annahme, daß die Pflanze jene Formen nicht mehr ausbildet, weil sie ihr »nicht mehr nötig« sind. — Als für den Mediziner besonders interessant soll noch hervorgehoben werden, daß die bei dem Menschen so häufige Inaktivitätshypoplasie bei den Pflanzen bisher nicht festgestellt werden konnte, wie auch manche der bisher bekannten Fälle von Aktivitätshyperplasie im Pflanzenreich nach Verf. nicht völlig sichergestellt sind.

Unter Metaplasie versteht der Verf. jede progressive Veränderung irgendwelcher Zellen, die nicht mit Wachstum und Teilung der Zellen verbunden ist. Sie bezieht sich vor allem auf Inhaltskörper, z. B. Chlorophyll (Ergrünen von Knollen, Zwiebeln, Wurzeln im Licht) und auf die Zellmembran (regelmäßige oder unregelmäßige Wandverdickungen, Änderung des chemischen Charakters).

Hypertrophie wird als abnormer Wachstumsprozeß definiert, der bei Ausschluß von Zellteilungen zur Bildung abnorm großer Zellen führt. Sie kommt dadurch zustande, daß Zellen das Streckenwachstum, das der letzten Teilung folgt, länger oder intensiver fortsetzen als normal, oder daß Zellen von Dauergeweben durch äußere Faktoren zu nachträglicher Vergrößerung angeregt werden. Scheinbar gehört auch zur Hypertrophie (weil abnorm große Zellen entstehen), wenn bei normal fortgesetztem Wachstum die Teilung der Zellen unterbleibt. Mit der Hypertrophie geht meist eine Umwertung der Zellen einher, entweder in regressiver Hinsicht — kataplastische Hypertrophie — oder in progressiver Hinsicht — prosoplastische Hypertrophie. Es ist unmöglich, hier im Rahmen eines Referates eine Vorstellung von der Fülle des Tatsachenmaterials, die der Verf. unter diesen und ätiologischen Gesichtspunkten dargestellt hat, zu geben. Auf ein Herausgreifen einiger Beispiele verzichten wir, weil dies den Eindruck von der umfassenden Kraft des Kapitels notwendigerweise in das Gegenteil verkehren würde.

Der Abschnitt über die Hyperplasie behandelt die abnormale Massenzunahme durch Zellteilung. Die Geschwülste der Pflanzen, die uns hier unter anderm vorgeführt werden und bezüglich ihres geweblichen Charakters im Vergleiche mit dem Mutterboden in homoeplastische und heteroplastische und die letzteren in kataplastische und prosoplastische geschieden werden, sind in ätiologischer Beziehung weit besser bekannt als die der Tiere (chemische Reize, Verwundung, Stauung normaler Nährstoffströme, abnorme Stoffzuleitung usw.). Auch entwicklungsgeschichtlich sind sie gut durchgearbeitet auf ihren Ursprung (ob von meristematischem oder Dauergewebe herzuleiten) und auf die Richtung der Zellteilungen hin. Bezüglich des verarbeiteten Tatsachenmaterials gilt hier dasselbe, wie für den vorhergehenden Abschnitt. Es ist so groß und so konzis dargestellt, daß es eine stark abgekürzte Darstellung nicht verträgt. Es sei nur noch kurz besonders auf den Abschnitt über die Prosoplasmen hingewiesen, zu den Gallen gehörige Neubildungen, deren Gewebe neuartige, vom Normalen

durchaus verschiedene Differenzierungen zeigen, weil mit ihnen eine neue, in der allgemeinen Pathologie bisher nicht gekannte Kategorie abnormaler Gewebe aufgestellt wird.

Das Schlußkapitel des Buches, ein Rückblick auf das Dargestellte nach allgemeinen entwicklungsmechanischen Gesichtspunkten, ist für die Leser dieses Archivs von ganz besonderer Bedeutung. Die vorgeführte Formenmannigfaltigkeit erweckt notwendig die Frage, warum (unter den pathologischen Verhältnissen) andre Gewebselemente als die normalen, und warum in einem speziellen Falle gerade die betreffenden Abweichungen entstanden sind. Um dieser Frage nähertreten zu können, analysiert der Verf. im allgemeinen die Wirkungen, die in der organischen Natur in die Erscheinung treten und teilt sie in Kraftwirkungen, bei welchen die einwirkende Energie dem Bewirkten quantitativ entspricht, und in Reizwirkungen, bei welchen die Disproportionalität zwischen der beim Reiz zugeführten Energiemenge und der beim Effekt seitens der Zelle verausgabten oder (weniger korrekt, doch in praxi brauchbarer ausgedrückt) der unerwartete Charakter der Folgeerscheinung auffällt.

Die Reize, stets hervorgerufen durch den Wechsel irgendwelcher wirksamer Faktoren, werden in äußere und innere (innerhalb des Organismus selbst auftretende) geschieden. Ferner werden Reize, die den Beginn eines Wachstumsprozesses veranlassen, von denjenigen, die die Fortführung desselben bewirken, wenn auch nicht prinzipiell, auseinander gehalten.

Nach dieser allgemeinen begrifflichen Erörterung werden die bei abnormalen Gewebebildungen wirksamen Faktoren, die Reizreaktionen und die Reaktionsfähigkeit der Pflanzen und Pflanzengewebe in drei getrennten Abschnitten geprüft. — Bei den wirksamen Faktoren wird zunächst darauf hingewiesen, daß die vom Experimentator gesetzten Bedingungen den eigentlich wirksamen Faktoren nicht gleichzusetzen sind. Wenn wir auch wissen, daß nach Verwundung Callusgewebe auftritt, so wissen wir doch noch nicht, ob die veränderten mechanischen oder die chemischen oder die osmotischen usw. Verhältnisse die wirksamen Faktoren darstellen.

Wir werden weiter vor das Problem gestellt, ob Faktoren verschiedener Art zur Bildung gleichartiger Gewebe anregen können, oder ob nicht vielmehr zwischen dem im Experiment geprüften Faktorenwechsel und der an den Zellen beobachteten Reizreaktion Reihen zahlreicher verschiedener Zustände, Reizketten, liegen, die schließlich zu einem allen gleichen »wirksamen Faktor« führen? — Im einzelnen wird dann der Einfluß von Druck und Zug, der Temperatur, des Lichtes, chemischer Stoffe, des Turgor, osmotischen Druckes und der Diffusionsströme abgehandelt.

In dem Abschnitt über die Reizreaktionen kommt der Verf. zu dem sehr interessanten Schlusse, daß den einzelnen Teilprozessen bei der Entwicklung der Zelle eine große Selbständigkeit zukommt. So sind z. B. Teilung und Wachstum der Zelle in hohem Grade unabhängig voneinander und können jedes für sich durch spezifische Bedingungen hervorgerufen werden. — Eingehend wird sodann die Frage behandelt, ob eine Pflanze unter abnormalen Verhältnissen andre Zellarten und Zellformen entwickeln kann als diejenigen, welche den normal entwickelten Pflanzenkörper zusammensetzen, und schließlich in bejahendem Sinne beantwortet.

In dem dritten Abschnitt über die Reaktionsfähigkeit wird hervorgehoben, daß sie für die verschiedenen Zellen und Gewebe eine spezifische ist. Ein diesbezüglicher Vergleich verschiedener Pflanzenklassen untereinander, der

Gewebe verschiedenen Alters und schließlich der verschiedenen Gewebeformen untereinander bringt volle Klarheit hierüber.

Das Fazit, das der Verf. aus seinen Beobachtungen zieht, lautet: Aus jedem Gewebe kann alles werden, der Gang der Entwicklung wird bestimmt durch die Summe aller einwirkenden Faktoren. Eine »Spezifität der Gewebe« existiert bei den Pflanzen nicht.

Mit dem vorliegenden Buche hat der Verf. zum ersten Male den Versuch geliefert, durch vergleichende Betrachtungen der pathologischen Pflanzengewebe neue Aufschlüsse über die Physiologie der Zellen und Gewebe zu liefern. Es läßt sich hoffen, daß auch für die allgemeine Entwicklungsmechanik sein Standpunkt sich fruchtbar erweisen wird.

Halle a. S.

Dr. **Levy.**

Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Von Prof. Dr. Theodor Boveri. Mit 75 Abbildungen im Text. gr. 8. Jena, G. Fischer, 1904. V u. 130 S. M. 2.50.

Für die Kenntnis der Konstitution (im biologischen, nicht im chemischen Sinne) der chromatischen Substanz ist nach Verf. das Studium der Teilungszustände von hervorragender Bedeutung. Das erste Problem, das hier auftaucht, ist dies: Lösen sich die Chromosomen im Kerngerüst völlig auf, oder bleiben sie, wenn auch unsichtbar, als Einheiten bestehen. Die Lösung der Frage findet der Verf. in seiner schon 1887 aufgestellten Theorie der Chromosomenindividualität. Sie stützt sich einmal auf gewisse Eigentümlichkeiten der Chromosomenanordnung, und zwar erstens auf Rabls Entdeckung, daß die Chromosomen, die aus dem ruhenden Kern hervorgehen, annähernd in der gleichen charakteristischen Stellung auftreten, welche die Tochterchromosomen beim Übergang in das Kerngerüst zueinander einnehmen; zweitens auf die Beobachtungen von Th. Boveri an den Blastomerenkernen von *Ascaris megalocephala bivalens*, daß die Schleifenenden der Chromosomen auch im sog. ruhenden Kern noch deutlich als Aussackungen der Kernhöhle zu erkennen sind. Dann stützt sie sich auf die Konstanz der Chromosomenzahl. Verf. zeigt an abnormen Fällen von Reifungsteilungen bei *Ascaris megalocephala univalens* (es bleibt hier ein Chromosoma zu viel im weiblichen Vorkern; die später hieraus hervorgehenden Embryonalzellen zeigen drei Chromosomen statt zwei), daß aus jedem Kern bei der Vorbereitung zur Teilung genau ebensoviele Chromosomen hervorgehen, als in seine Bildung eingegangen waren, daß die Konstanz der Chromosomenzahl also nicht von einer geheimnisvollen Fähigkeit des Organismus, seine chromatische Substanz immer in eine ganz bestimmte Zahl von Segmenten zu zerlegen, herrührt. Es wird ferner der Einwand, die Zahlenkonstanz könne von der Chromatinmenge abhängen, zurückgewiesen und dabei einige zellphysiologisch sehr interessante Punkte erörtert. Das nach der Teilung halbierte Chromatin vermehrt sich nicht in Abhängigkeit von der Zellengröße und Zellenqualität, sondern es vermehrt sich genau proportional seiner eignen Menge. Sehr anschaulich wird dies durch die Boverischen Versuche über Befruchtung kernhaltiger und kernloser Eifragmente von *Echinus microtuberculatus*. Das

kernhaltige befruchtete Eifragment bringt sehr große (und weniger) Kerne hervor, das kernlose befruchtete sehr kleine (und viele) Kerne.

In dem II. Kapitel: Über die Teilungsstruktur der Chromosomen, bespricht der Verf. kurz das Problem eines anzunehmenden disymmetrischen Baues des Mutterchromosoma (zwei Polseiten und eine äquatoriale Zone) und monosymmetrischen des Tochterelementes (eine polare und eine äquatoriale Seite). Im Anschluß hieran erörtert der Verf. den Anheftungsmodus der Spindelfasern an die Chromosomen und stellt drei von ihm schon früher formulierte, für *Ascaris megalocephala* geltende Gesetze auf: 1) Die Chromosomen gestatten eine Festheftung der Sphärenradien nur an ihren Polseiten. 2) Ist die erste Fibrille einer Sphäre mit der einen Polseite eines Chromosoma in Verbindung getreten, so können die übrigen Fädchen der gleichen Sphäre nur gleichfalls an diese Seite sich festsetzen, auch wenn die andre noch frei ist. 3) Ist eine Schleife mit einem Pol in Verbindung gebracht, so können sich die Radien eines andern nur noch an die nicht mit Beschlag belegte Seite anheften.

Im III. Kapitel wird die Frage nach der qualitativen Verschiedenheit im einzelnen Chromosoma behandelt. Bei den Ascariden ist eine solche direkt zu beobachten (Abstoßung und Untergang der Schleifenenden in den somatischen Zellen), bei *Dytiscus* (Befunde von Giardina) nach Boveri anzunehmen (Sonderung einer gewissen Chromatinmenge neben der typischen Chromosomenzahl zu einer ungegliederten Masse, die nach Boveri nicht von der Zusammenklumpung mehrerer ganzer Chromosomen, sondern von einem abgestoßenen Teil je eines der typischen Chromosomen herrührt).

Der IV. Abschnitt beschäftigt sich mit der Wertigkeit der einzelnen Chromosomen eines Kerns. Während der Verf. früher den Standpunkt einnahm, daß alle Chromosomen eines Kerns von essentiell gleicher Qualität seien, so sieht er sie jetzt nach neueren Erfahrungen als verschiedenwertig an.

Löst man die vier Blastomeren eines Echinidenkeimes voneinander, so entstehen nach Driesch, Herbst und Boveri vier normale entsprechend kleinere Plutei. Löst man dagegen die vier Blastomeren eines dispermen Keimes voneinander, so entwickeln sie sich zu verschiedenartigen (zum großen Teil pathologischen) Bildungen. Da nun die Verteilunsgweise der Chromosomen auf die vier primären Blastomeren in den dispermen Eiern nach Zahl und besonders nach Kombination in hohem Grade variabel sein muß, anderseits die verschiedene Zahl nach den Merogonieversuchen ohne pathologische Bedeutung ist, so bezieht Boveri die Entwicklungsstörungen auf die Störungen in der Kombination der Chromosomen und schließt daraus, daß die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen. Die Auffassung wird noch durch die Untersuchungen von Henking, Montgomery u. a. über morphologisch sichtbare Unterschiede von Chromosomen in gewissen Kernen gestützt.

Der V. Abschnitt untersucht den Mechanismus der Reduktion der Chromosomenzahl in der Oo- und Spermatogenese. Der von Weismann aufgestellte Modus: es wird bei einer Zellteilung die eine Hälfte der Chromosomen in die eine, die andre in die andre Tochterzelle geführt, wurde nach Verf. zuerst durch die Beobachtungen von Rückert bei *Cyclops* bewiesen. Die Karyokinese ist an und für sich unfähig, diese Art der Teilung durchzuführen. Der normale mitotische Vorgang wird daher durch Lösung von je zwei vorher verkitteten Elementen (Diaden) »simuliert«, während die zu einer typischen Zellteilung gehörige Chromosomenteilung ausfällt. Da nun im vorherigen Abschnitt die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen eines Kerns erwiesen wurde, ist es

für das Zustandekommen eines normalen Vorkerns bei der Reduktion notwendig, daß je zwei homologe (väterliche und mütterliche von der Befruchtung der vorhergehenden Generation) Chromosomen die Verkittung miteinander eingehen, ein Postulat, das nach Verf. durch Beobachtungen von MONTGOMERY, SUTTON, MOORE gestützt wird.

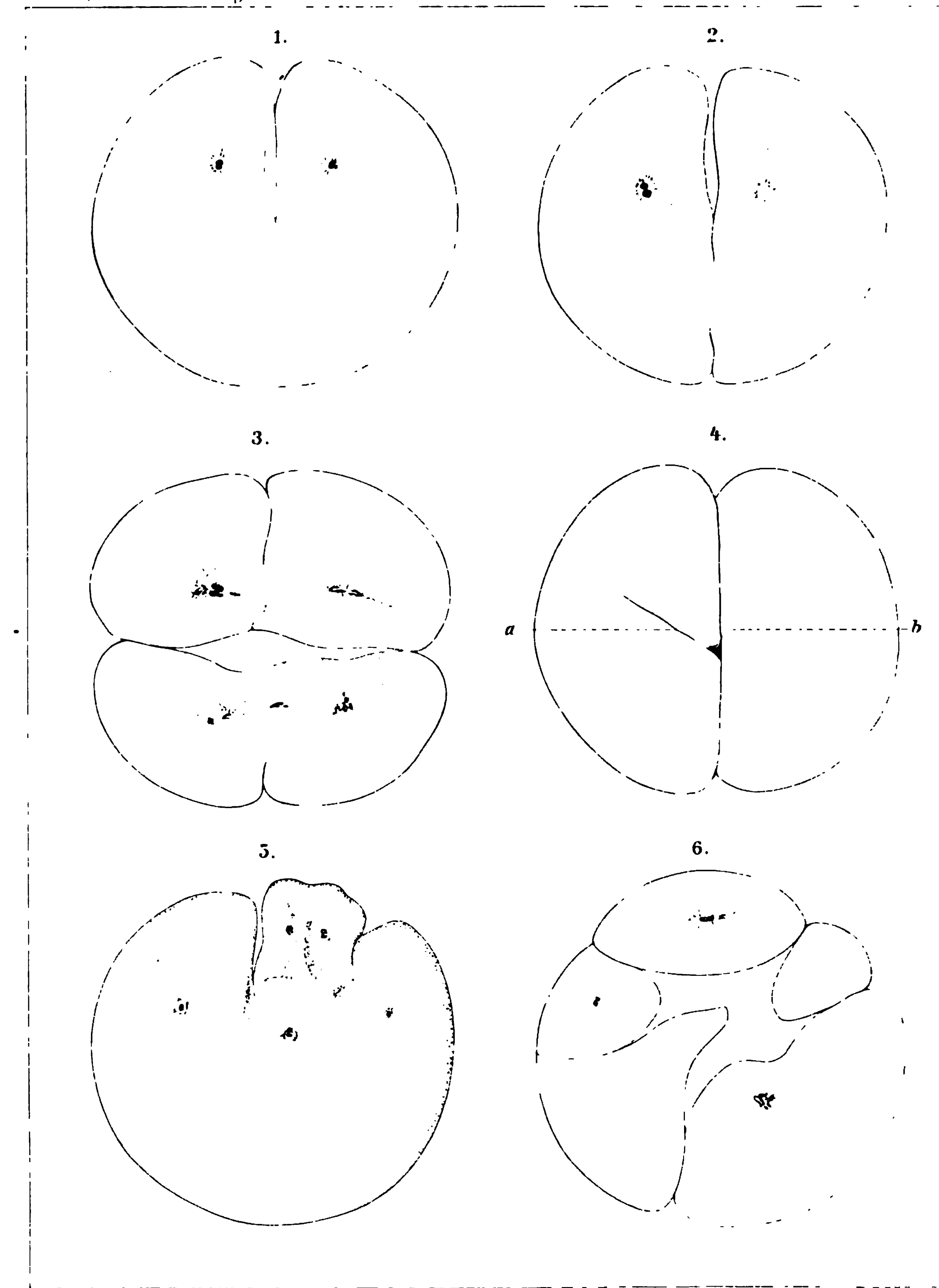
Im VI. Abschnitt: Über die Möglichkeit und das Vorkommen qualitativ ungleicher Kernteilung, bespricht Verf. zunächst den denkbaren Fall, daß die beiden Centrosomen in gewisser Hinsicht entgegengesetzte Eigenschaften besäßen und daß ein dieser Polarität entsprechender Gegensatz auch zwischen den in einem Mutterelement vorbereiteten Tochterelementen bestünde. Eine solche Polarisation existiert aber nach dem Verhalten mehrpoliger Teilungsfiguren (z. B. in doppeltbefruchteten Eiern) nicht. Daß eine qualitativ ungleiche Kernteilung nicht stattfindet, geht ferner nach Verf. aus den Versuchen von DRIESCH und HERTWIG hervor, bei welchen Eier während der Furchung deformiert und die gegenseitige Lage der während der Einwirkung durch Teilung entstandenen Zellen stark abgeändert wurde. Es entstanden normale Embryonen aus diesen Eiern.

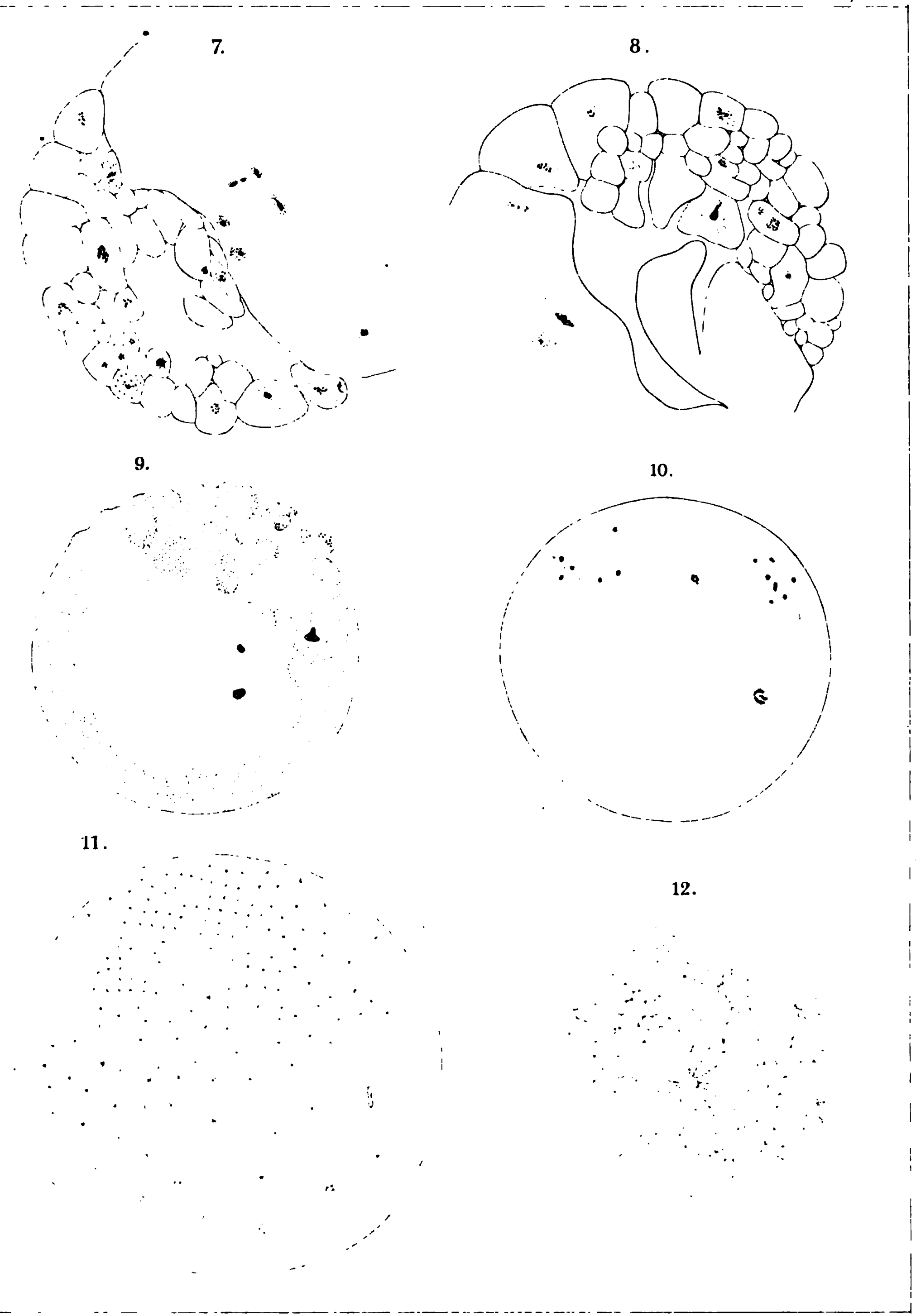
In dem letzten Kapitel, »Zusammenfassung und Ausblicke«, weist der Verf. auf die höchst interessanten, zum größten Teil noch zu erforschenden Beziehungen bestimmten Chromatins zu bestimmten Zellfunktionen hin. Z. B. erhält bei Insekten die eine Hälfte der Samenzellen ein überschüssiges Chromosoma, das den andern fehlt. Da nun dieses akzessorische Chromosoma in den somatischen Zellen nur des männlichen Geschlechts sich findet (SUTTON), erhält eine Hypothese von MCCLUNG, daß die Spermien mit akzessorischem Chromosoma das Ei, welches sie befruchten, zur Bildung von Männchen bestimmen, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Bestimmte Qualitäten sind also auf bestimmte Chromosomen lokalisiert. Neben den »speziellen« Eigenschaften der einzelnen Chromosomen sind nach Verf. allen Chromosomen eines Kerns gemeinsame, »generelle« Funktionen zu betonen.

Der Verf. behandelt im Anschluß hieran, gestützt auf die Ergebnisse der Versuche über Merogonie und Doppelbefruchtung und andre Arten abnormer Befruchtung, die Bedeutung des Chromatins als Träger der Vererbung. Alle essentiellen Merkmale des Individuums und der Species erhalten nach Verf. ihre Determinierung durch das Chromatin von Ei- und Spermakern, während einzelne allgemeine Charaktere, wie z. B. gewisse Achsenverhältnisse des neuen Individuums, durch das Eiprotoplasma bestimmt werden. Weitere Einblicke in die Bedeutung des Chromatins für die Vererbung gewinnt der Verf. in Übereinstimmung mit SUTTON aus den Bastardierungsversuchen von GREGOR MENDEL. Systematische Züchtung und vor allem Bastardierung verbunden mit Chromatinstudien am gleichen Objekt ist nach Verf. eine wichtige Aufgabe der Zukunft. Der Verf. schließt seine Ausführungen, indem er als Methode für die fernere Erforschung der Chromatinkonstitution die Embryonalanalyse des Zellkerns bezeichnet.

Halle a. S. **Dr. Levy.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1.
2.
3.
4.
a
b
5.
6.


7.
8.
9.
10.
11.
12.

13.

16.

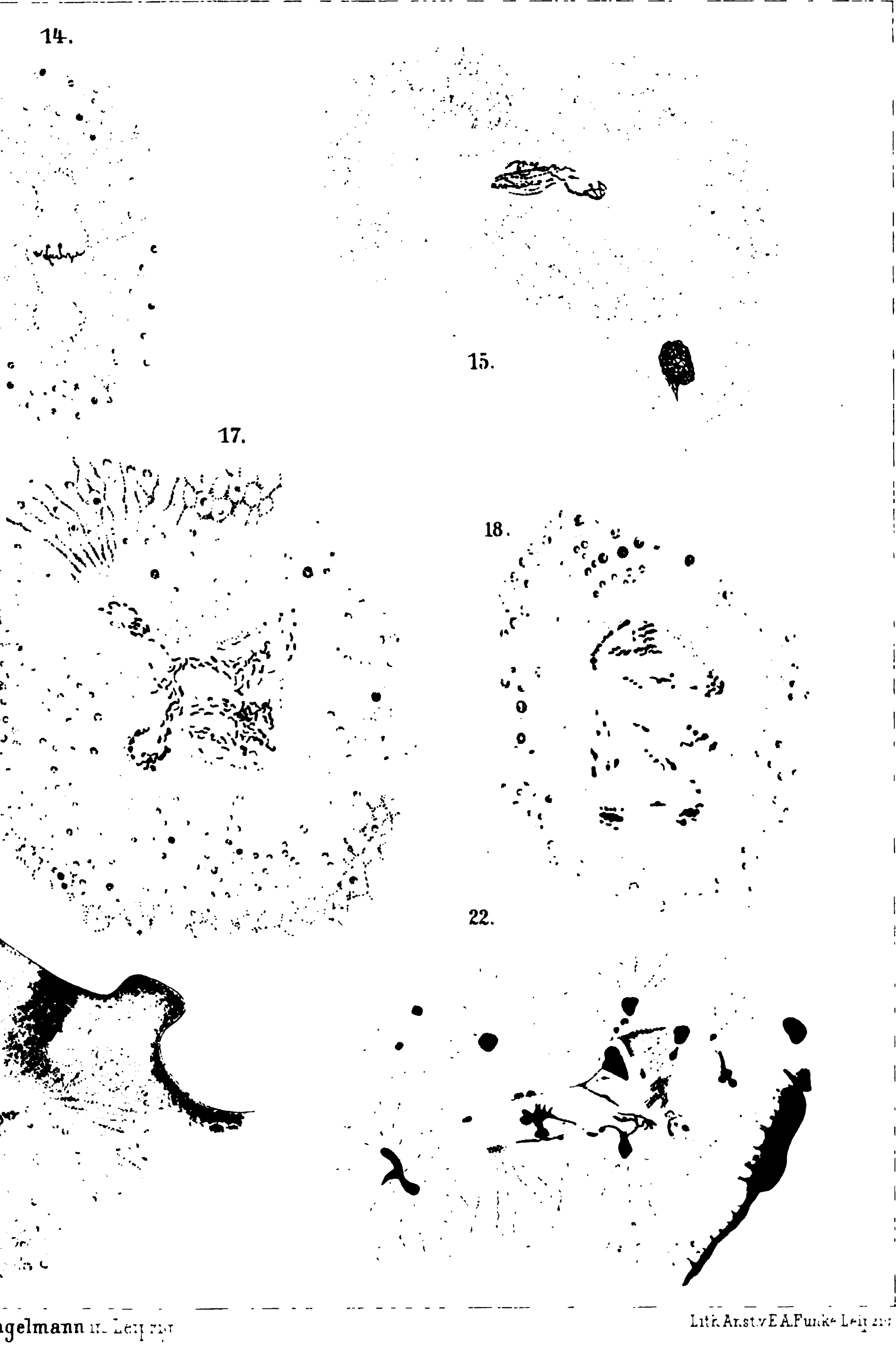
19.

20.

21.

E. Bataill. n. et F. Masson ad nat. del.

Verlag v **Wilhelm** [illegible]



...gelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

23.

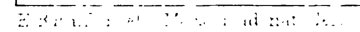
24.

25.

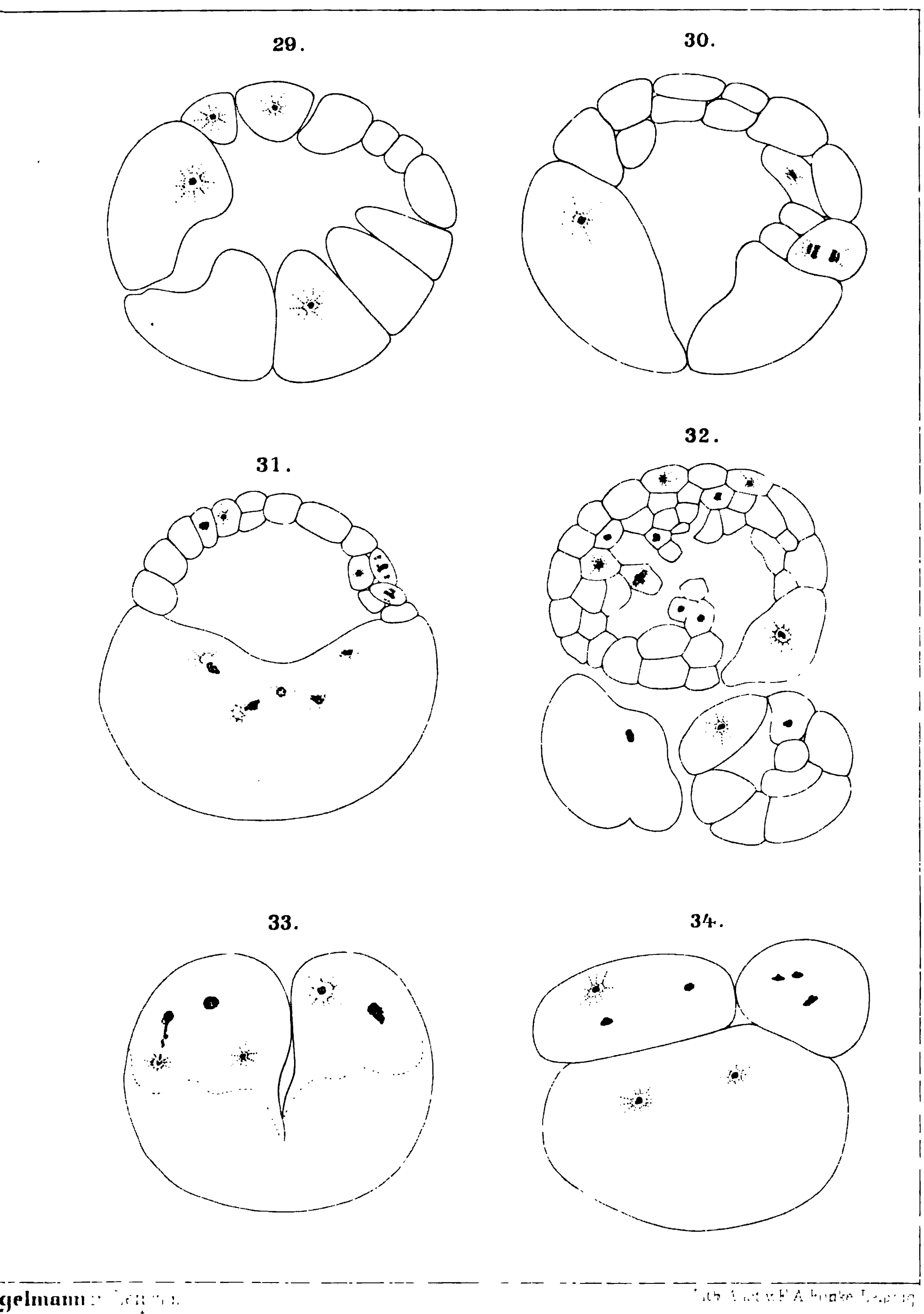
26.

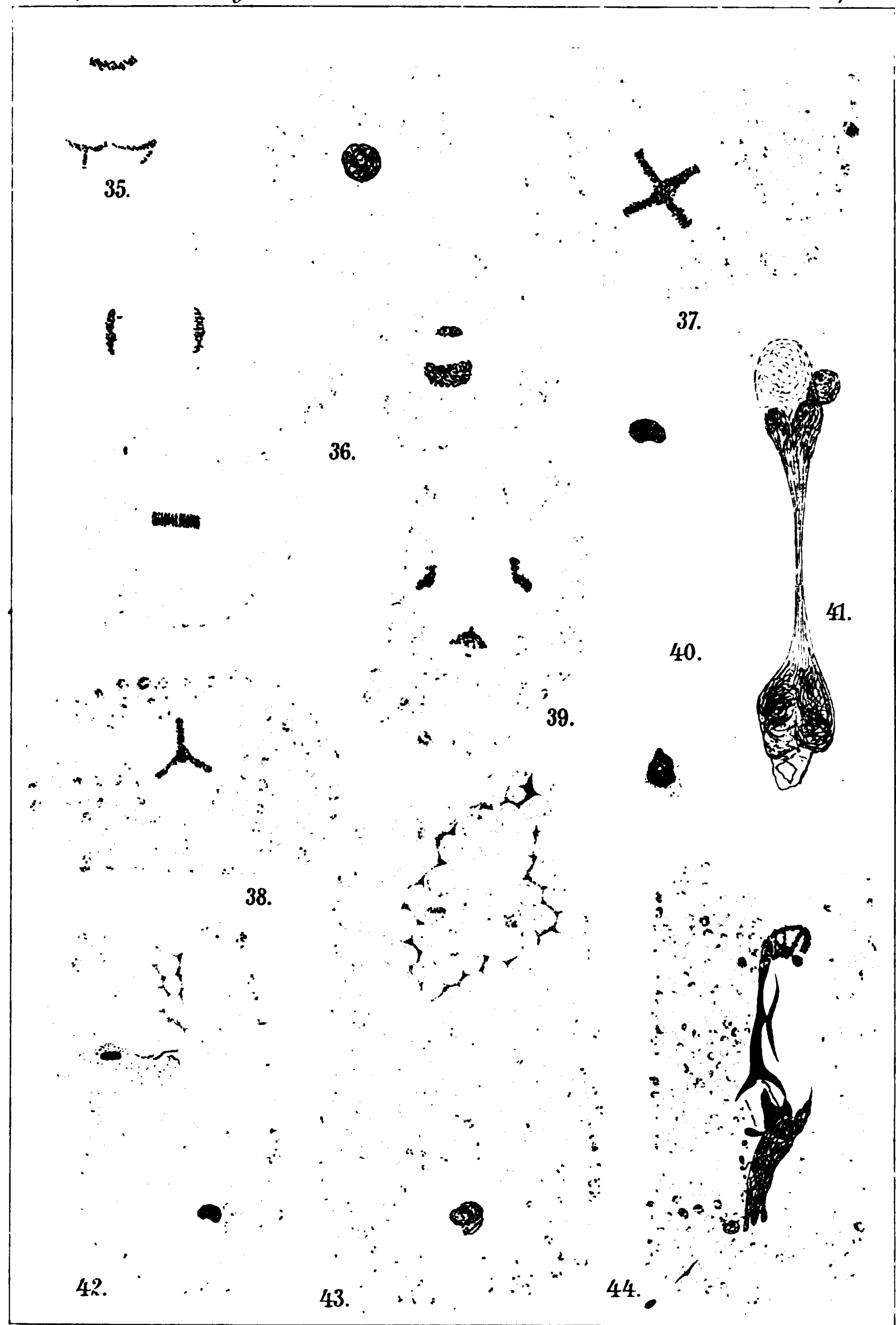
27.

28.



Wilhelm


29.
30.
31.
32.
33.
34.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

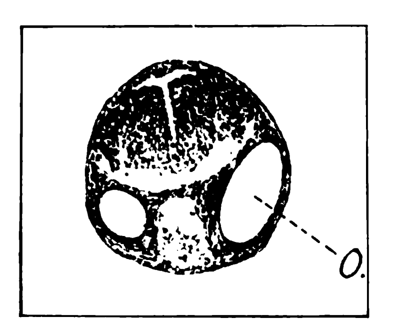


Fig. 1.

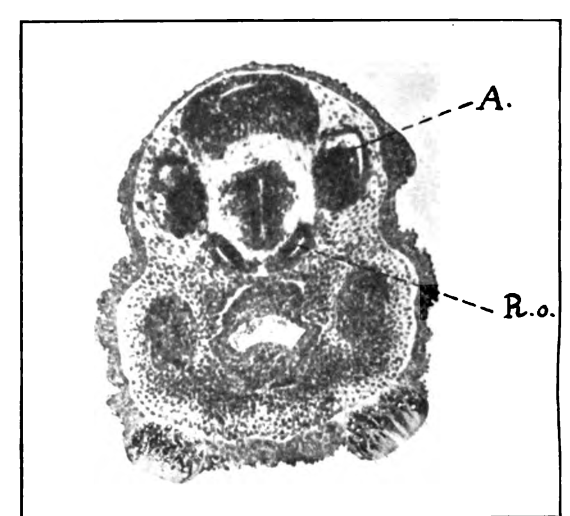


Fig. 3.

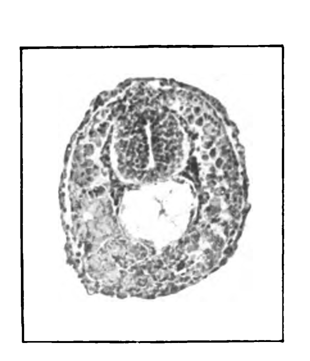


Fig. 2.

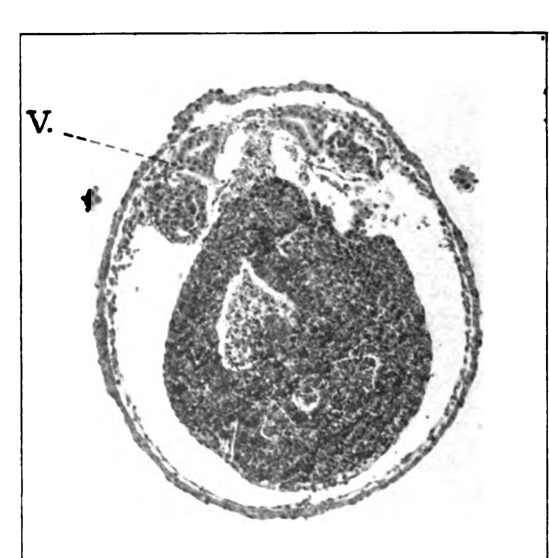
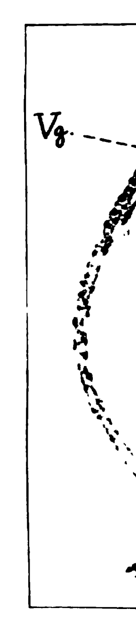


Fig. 6.



Verlag von Wilhelm

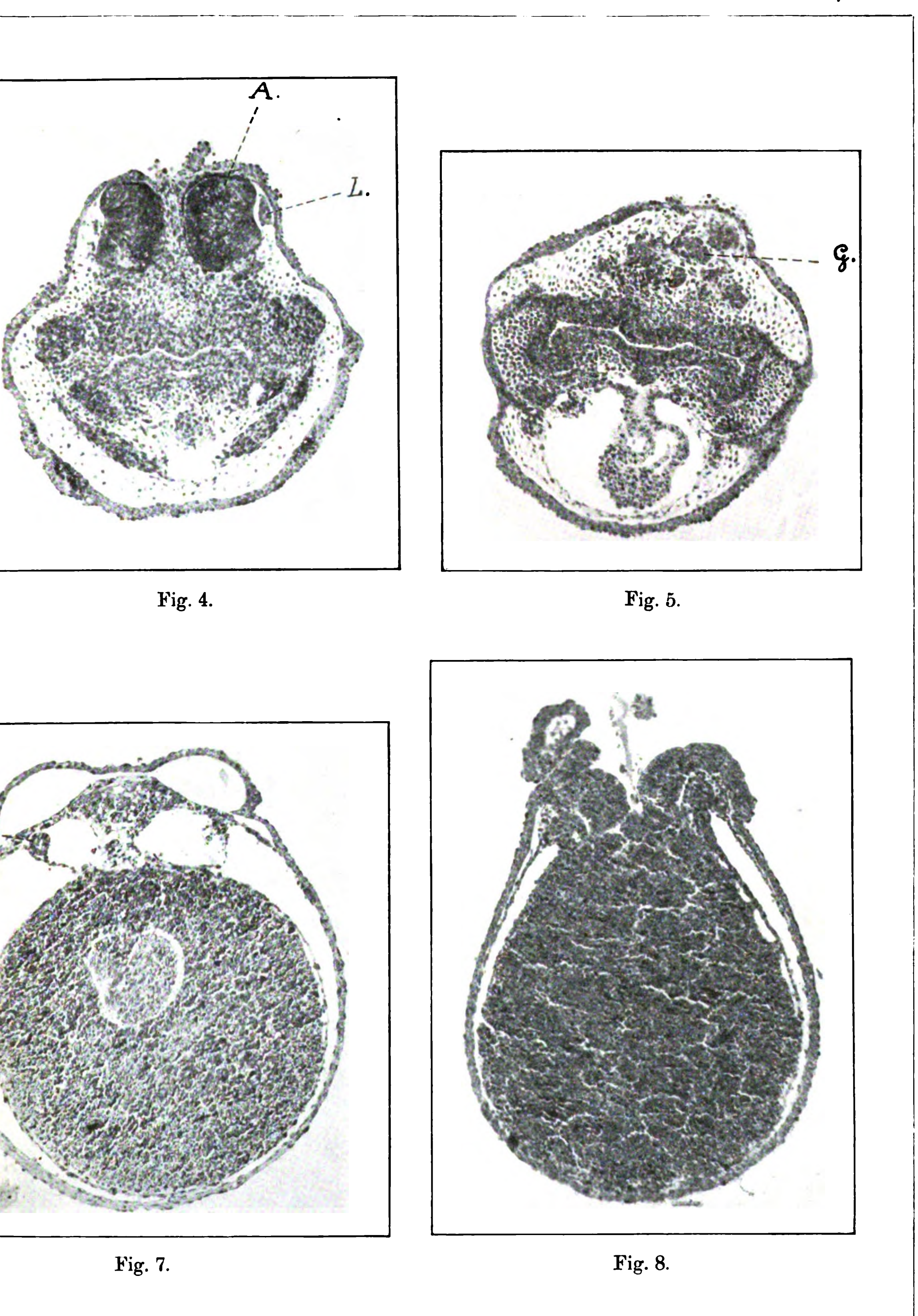


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 7.

Fig. 8.

ngelmann in Leipzig.



Fig. 9.

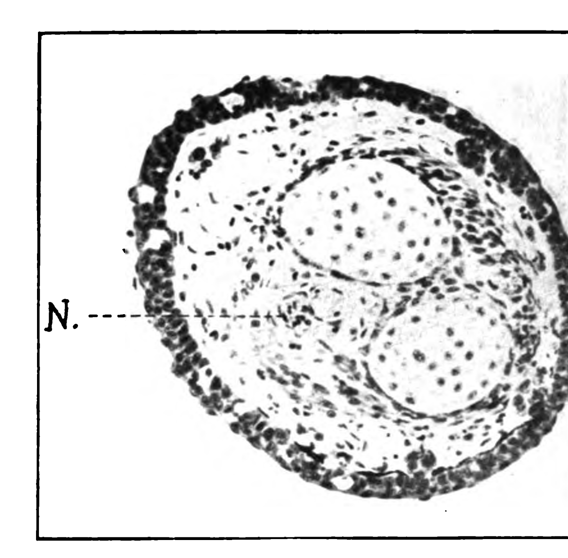


Fig. 10.

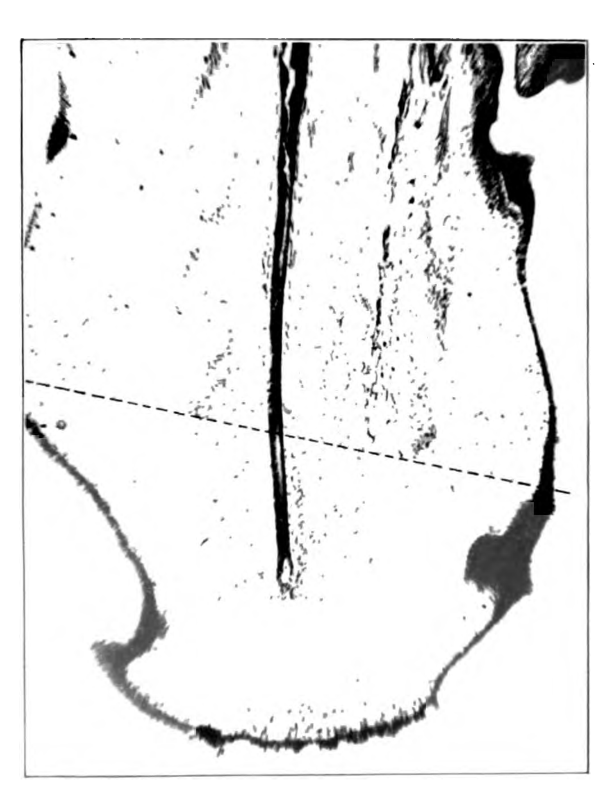


Fig. 12.



Verlag von Wilhel

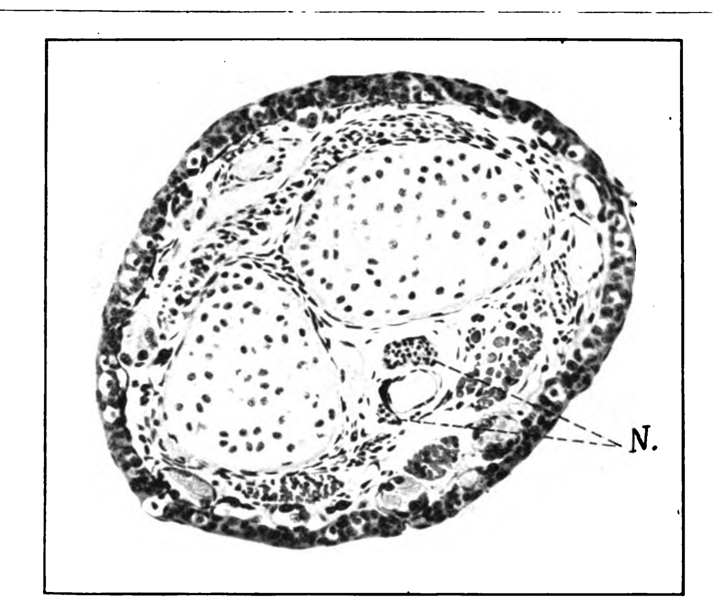
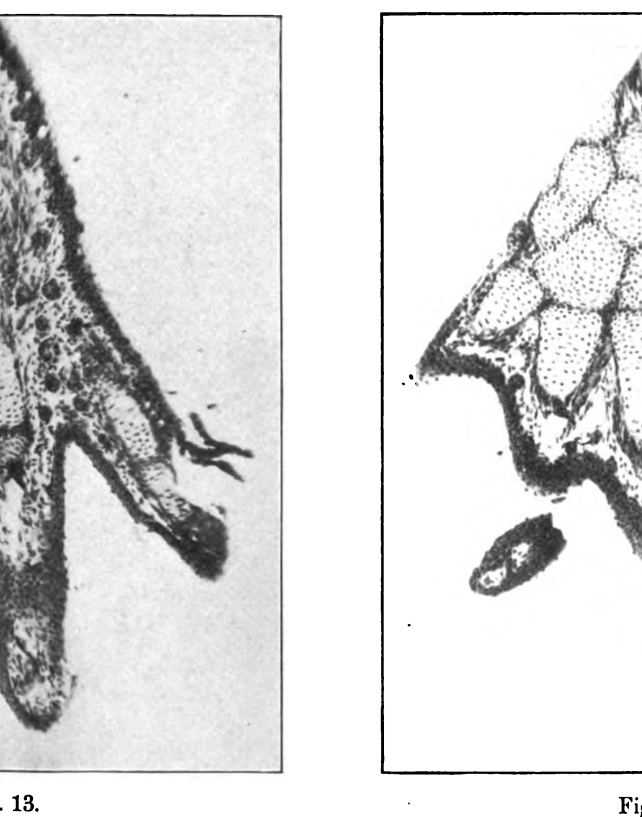


Fig. 11.



. 13.

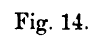
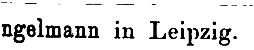
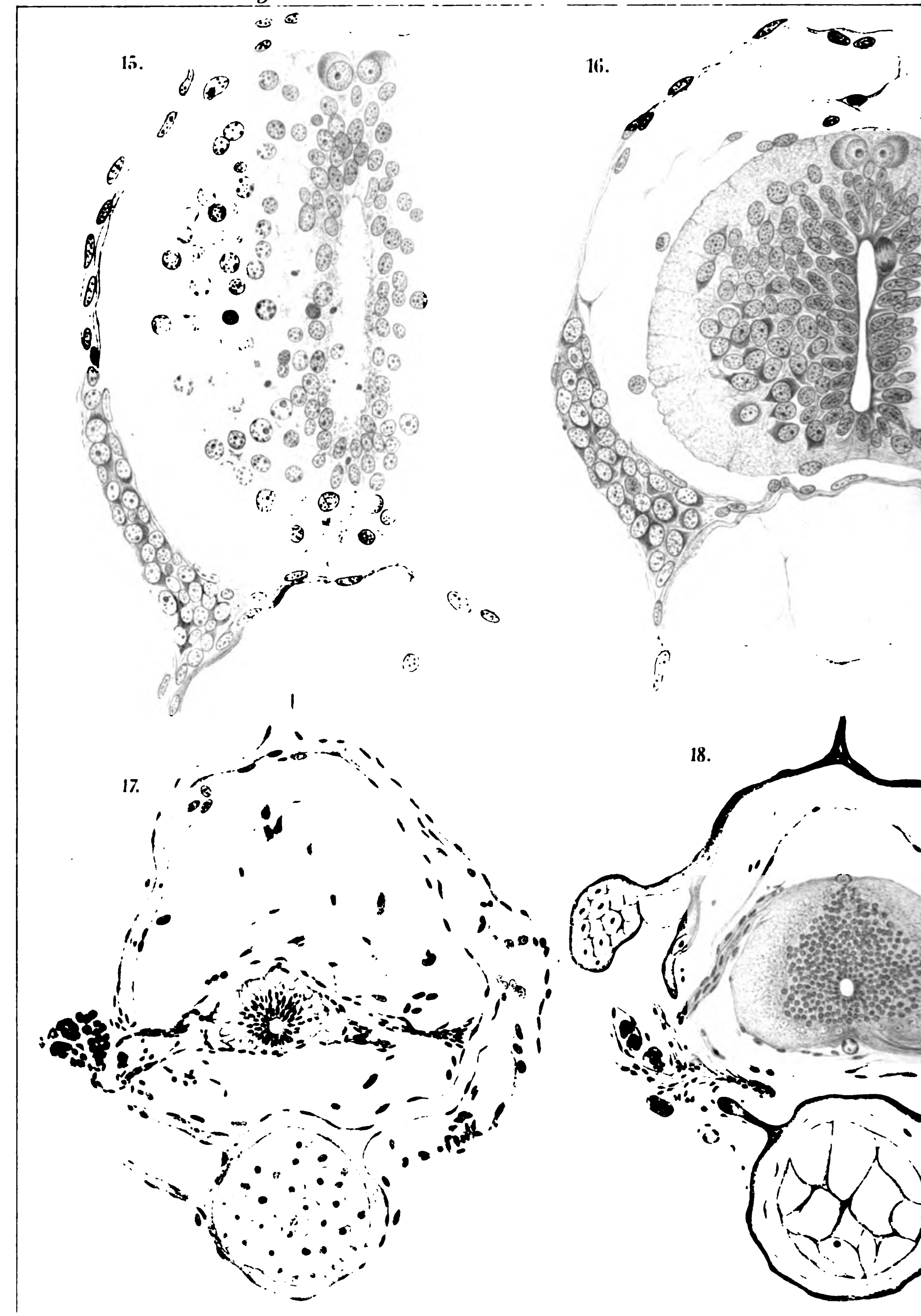


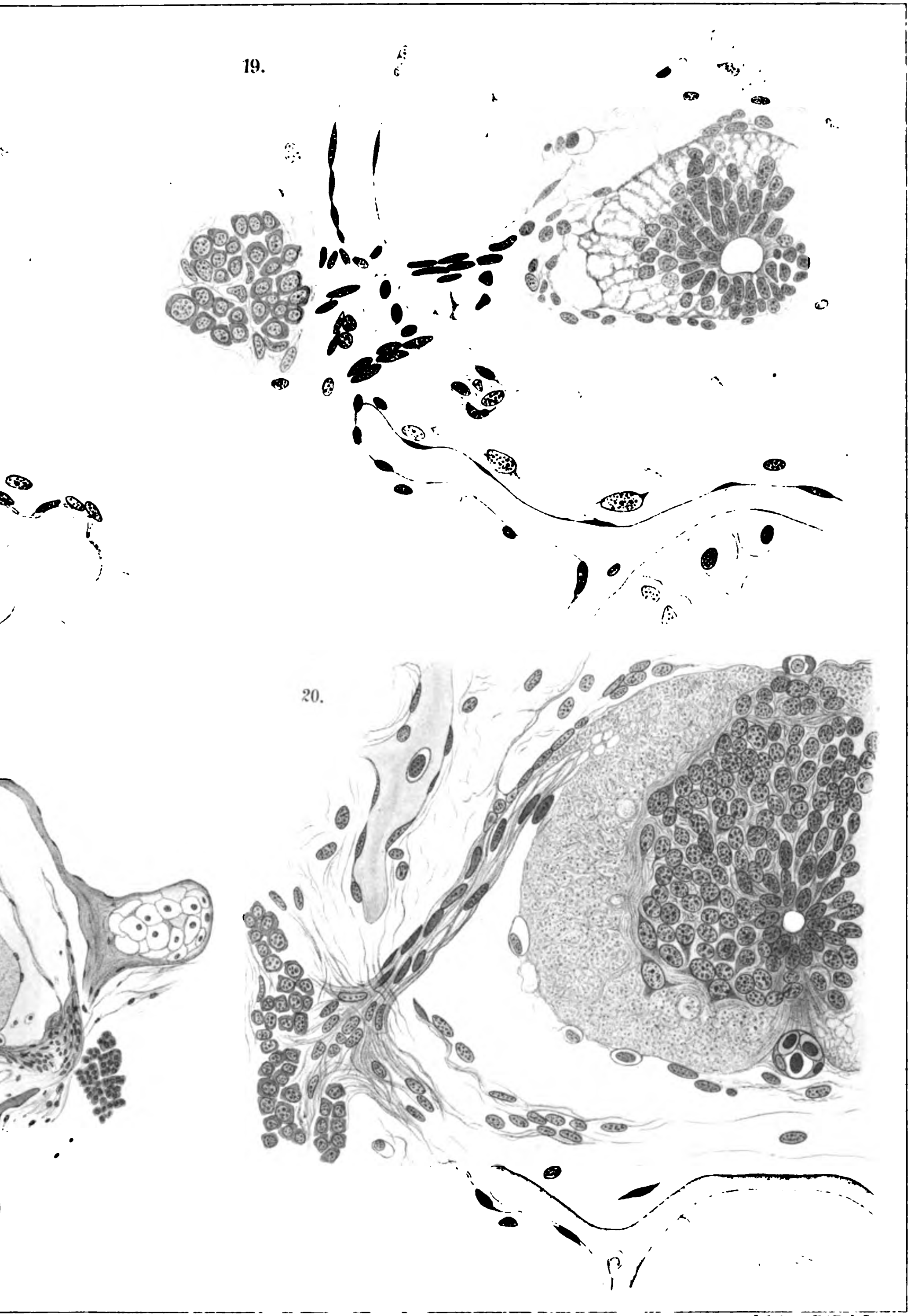
Fig. 14.



ngelmann in Leipzig.

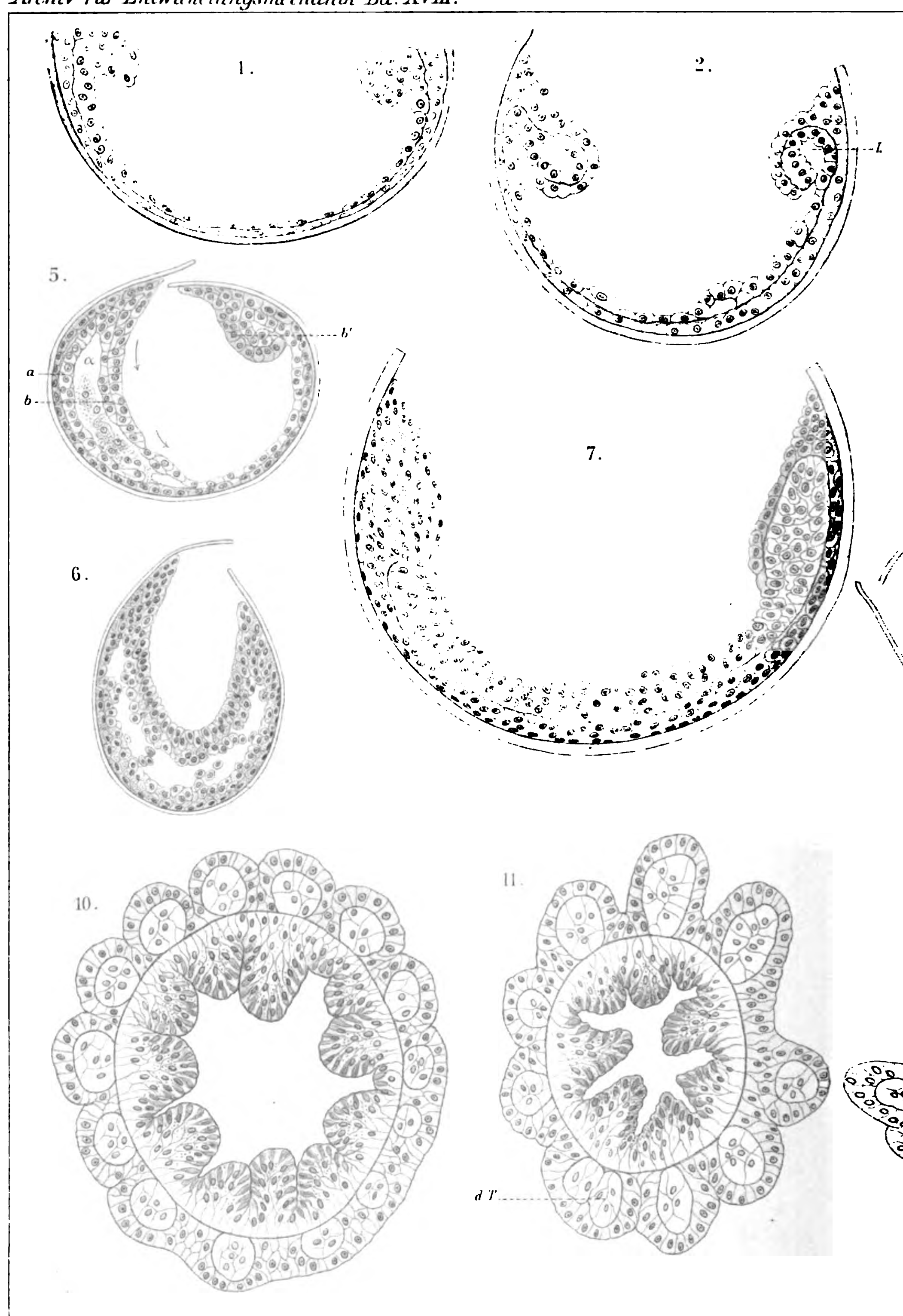


Verlag v Wilhel

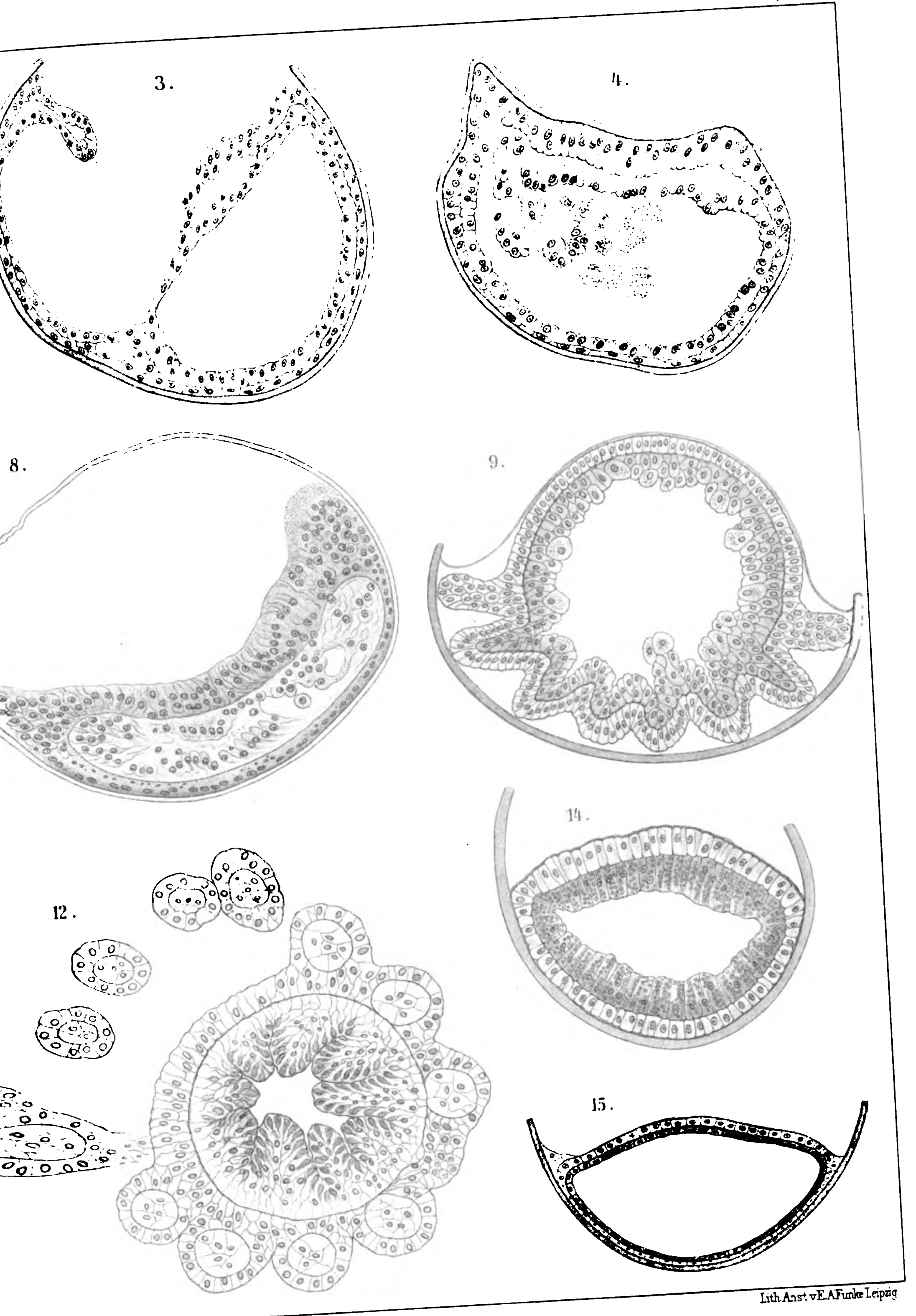


Engelmann in Leipzig

Lith Anst v E.A Funke Leipzig

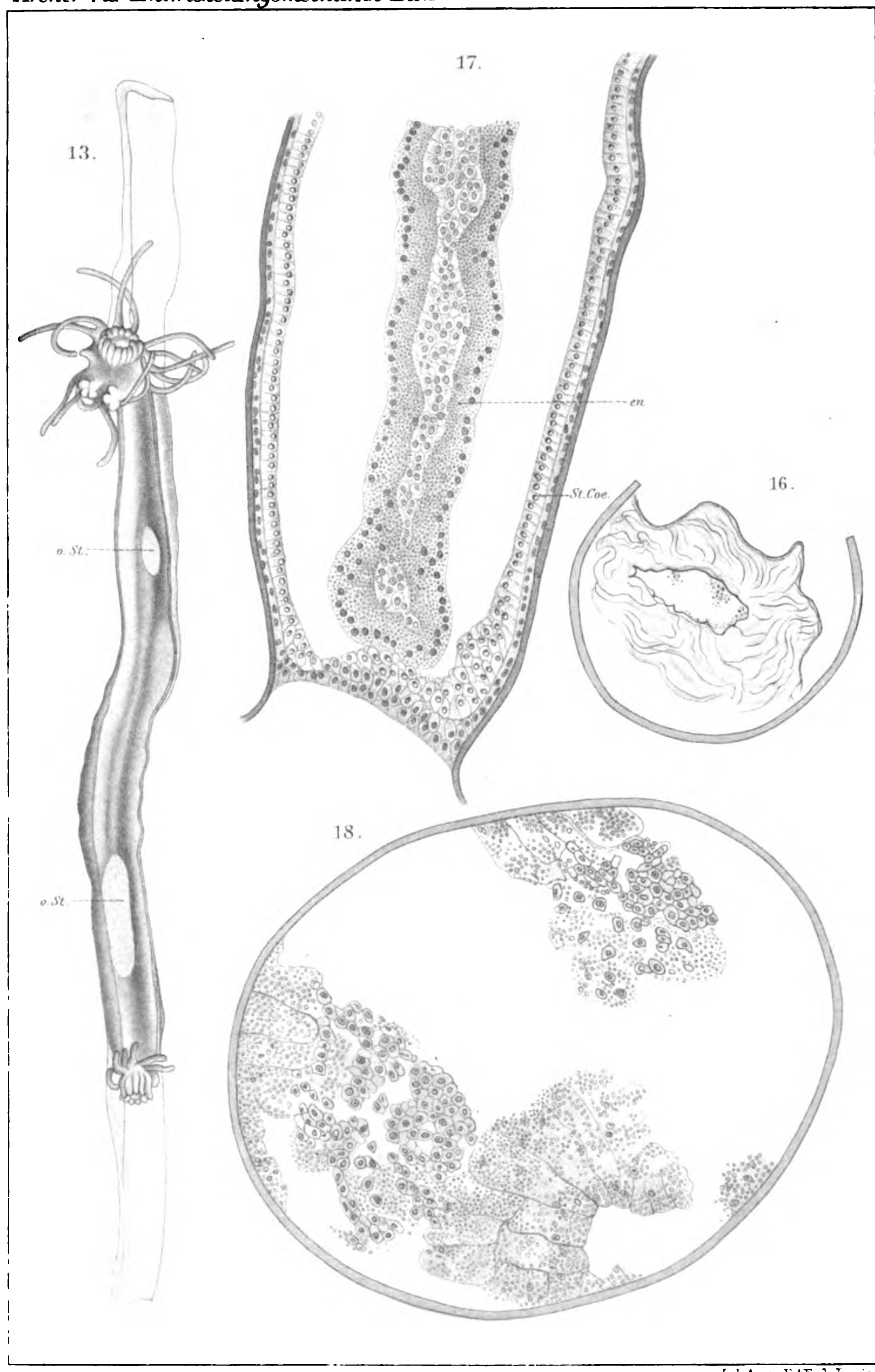


Verlag v. Wilhelm



Lith Anst. v E.A.Funke Leipzig

gelmann in Leipzig



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



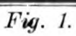


Fig. 1.

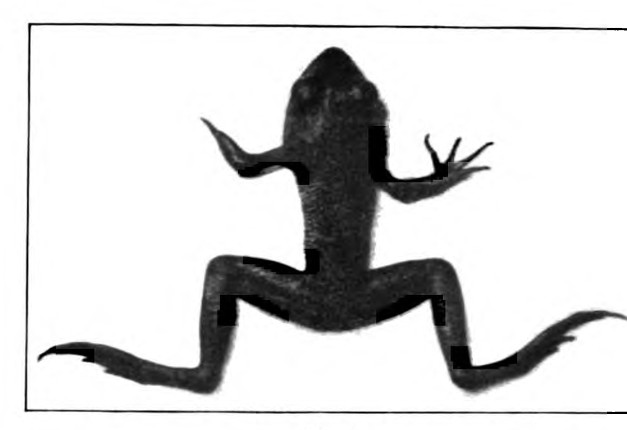


Fig. 2.

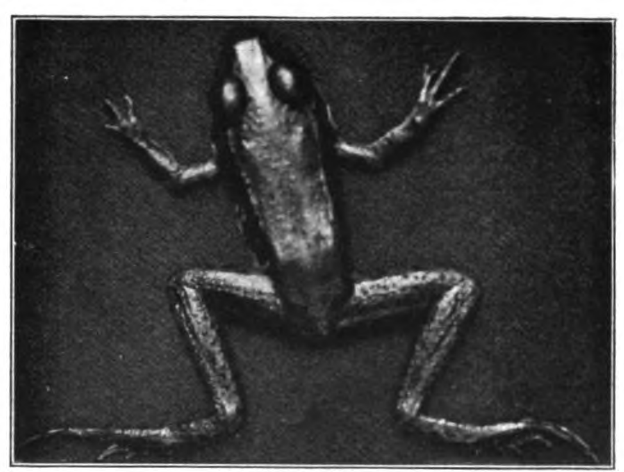


Fig. 5.



Fig. 7.



Fig. 6.

W. T. Innes phot.



Fig. 3.



Fig. 4.

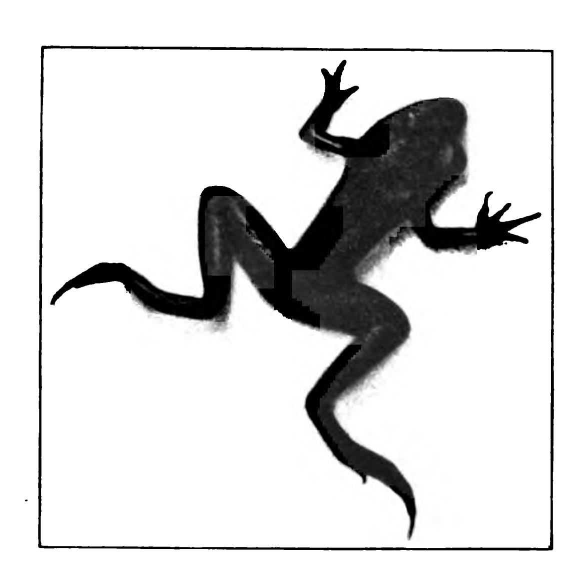


Fig. 8.



Fig. 9.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

1.

2.

l

5.

b'

a

α

b

6.

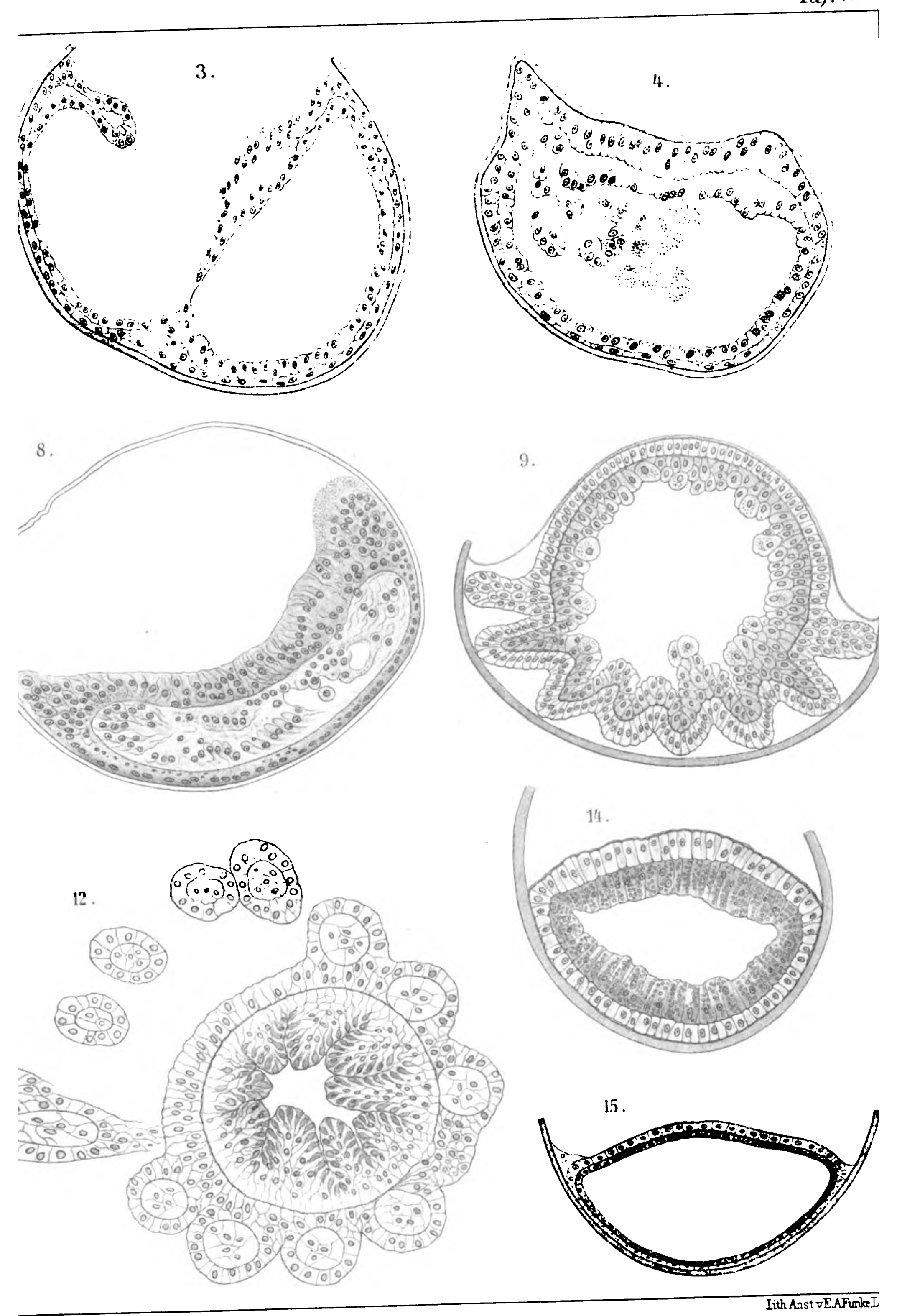
7.

10.

11.

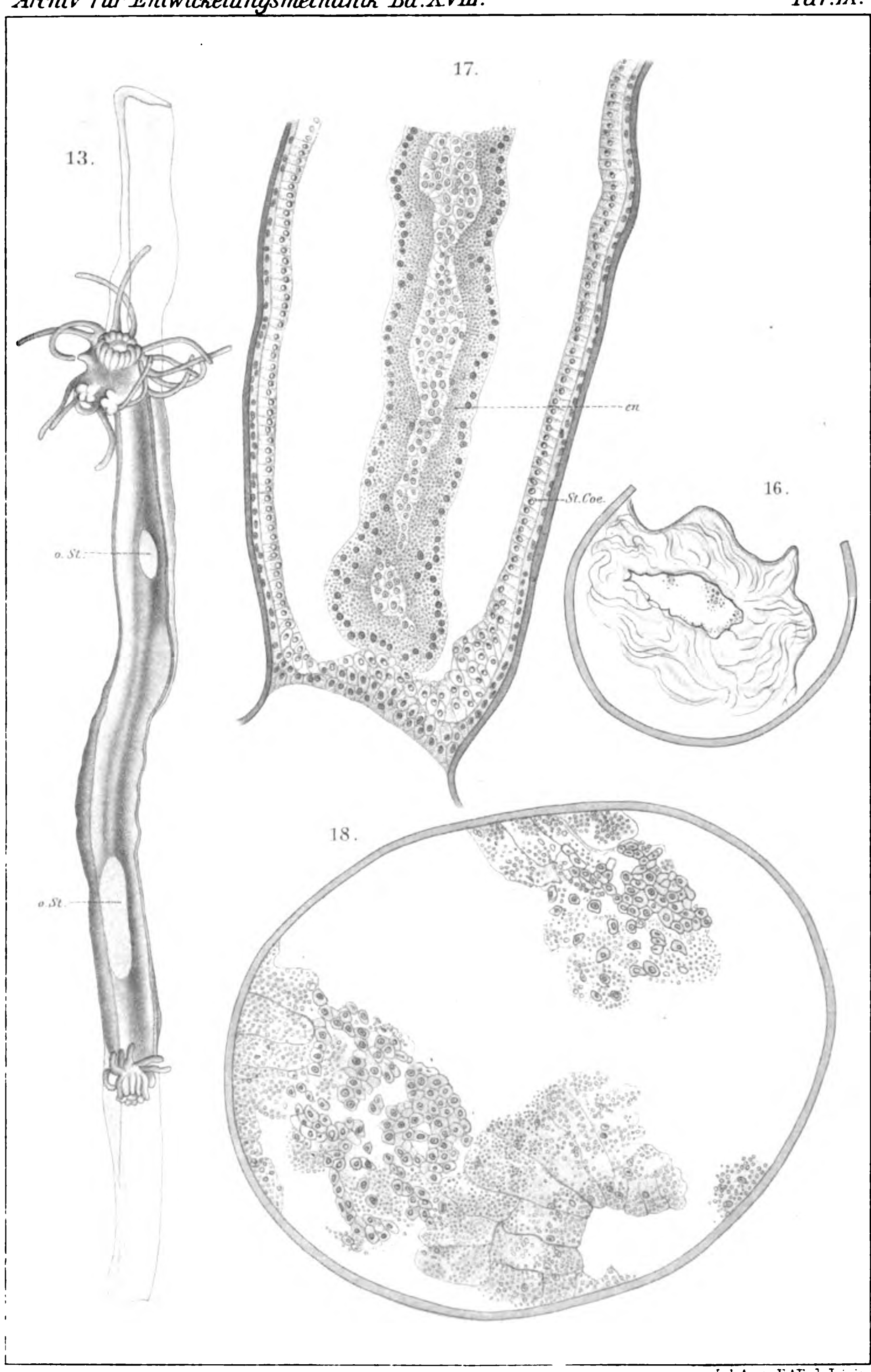
d.T

Verlag v. Wilhelm



Lith. Anst. v. E. A. Funke L.

ıgelmann in Leipzig



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith Anst v E A Funke Leipzig



Fig. 1.

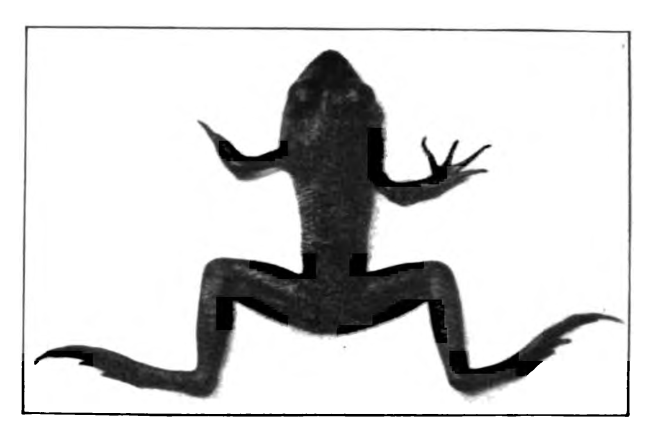


Fig. 2.

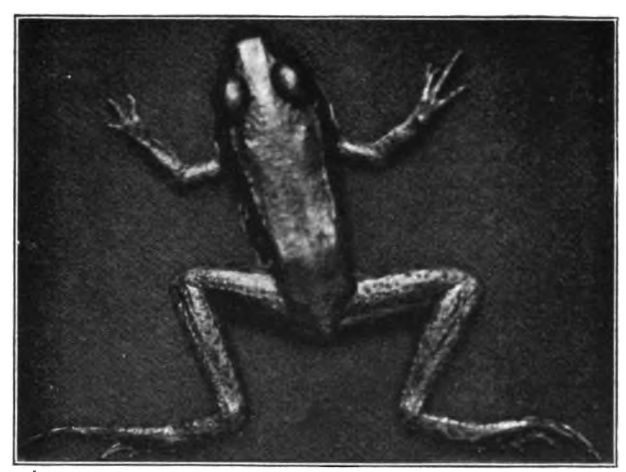


Fig. 5.



Fig. 7.



Fig. 6.

W. T. Innes phot.



Fig. 3.



Fig. 4.

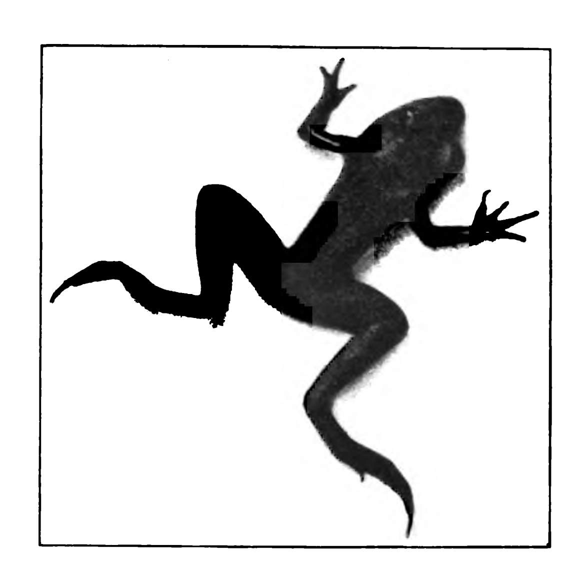


Fig. 8.



Fig. 9.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 1.

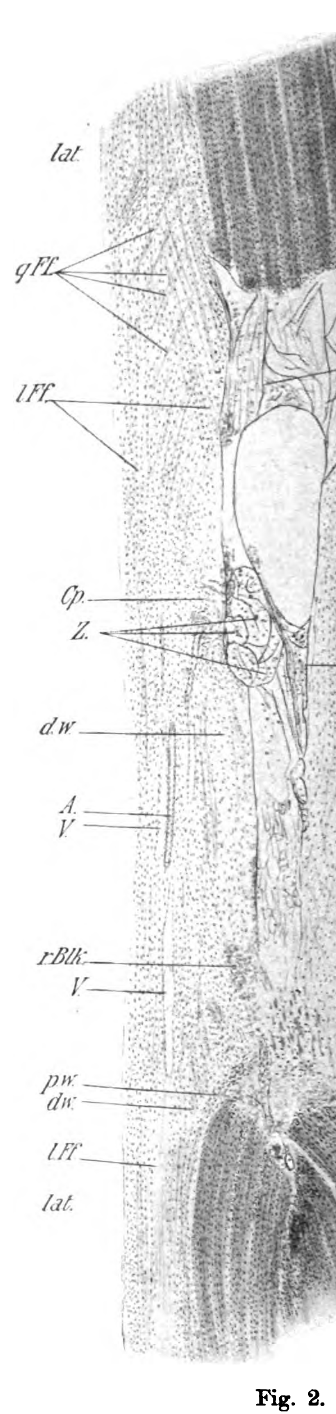


Fig. 2.

Verlag von Wilhelm

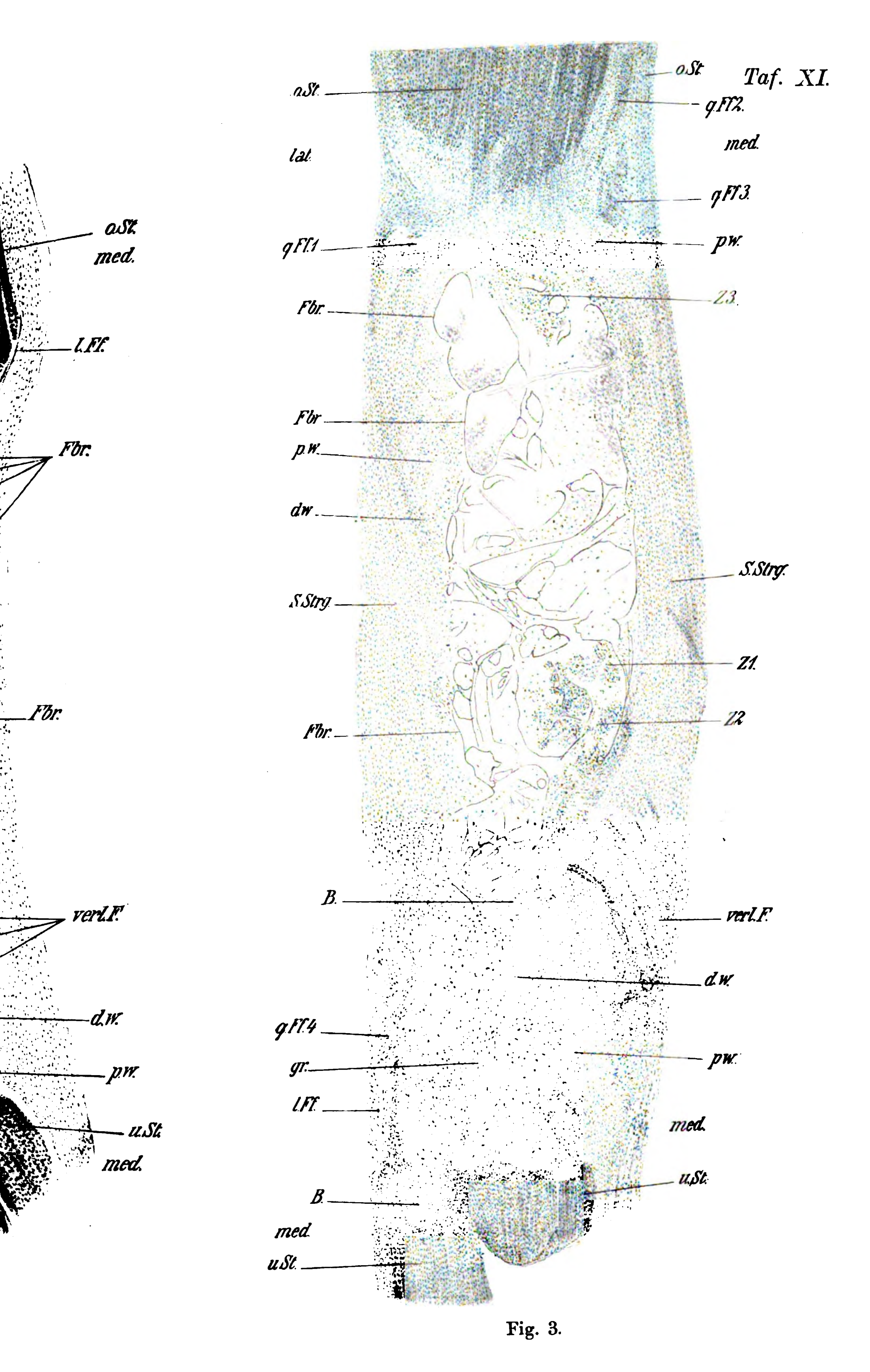


Fig. 3.

...gelmann in Leipzig.

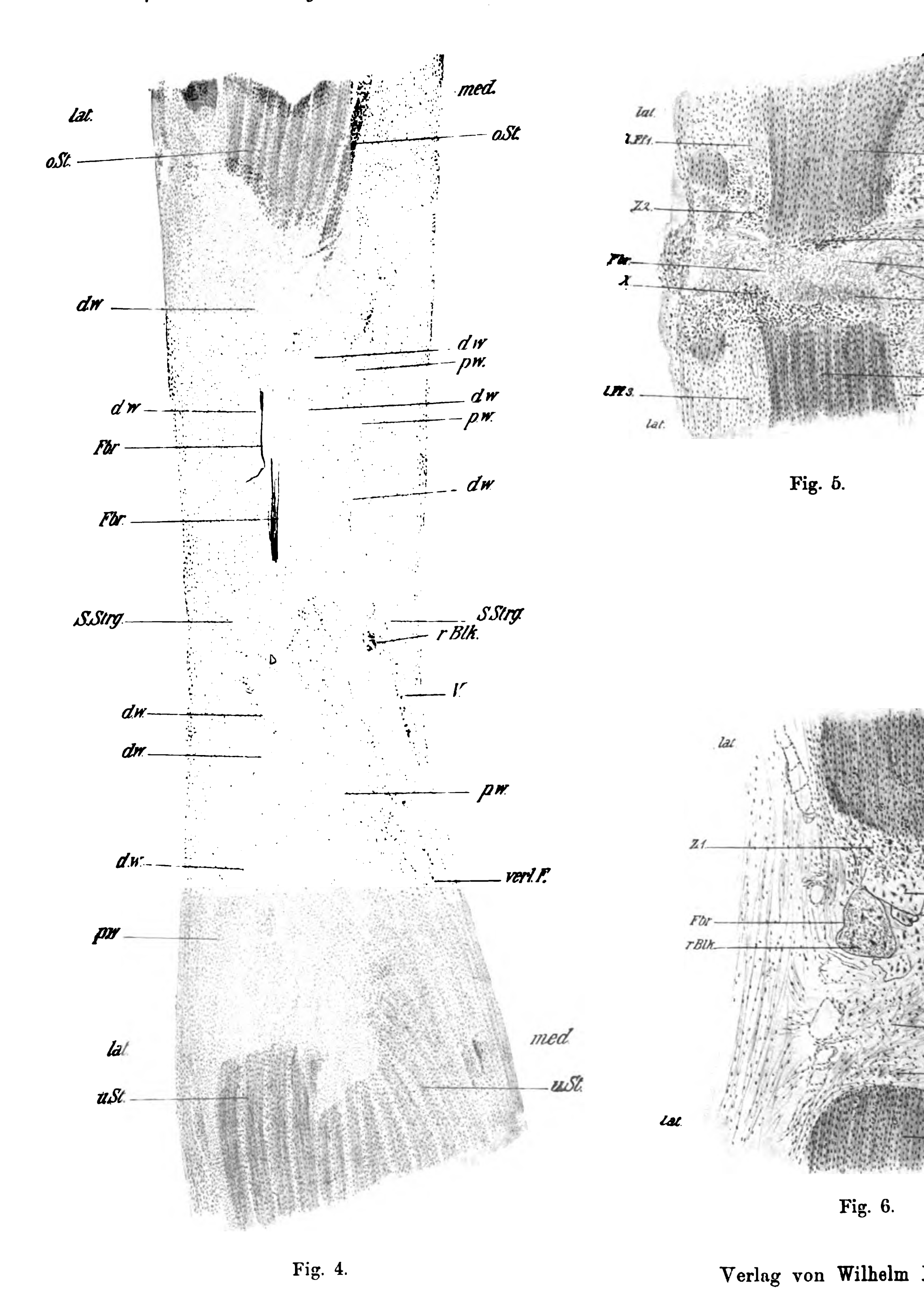


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Verlag von Wilhelm

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

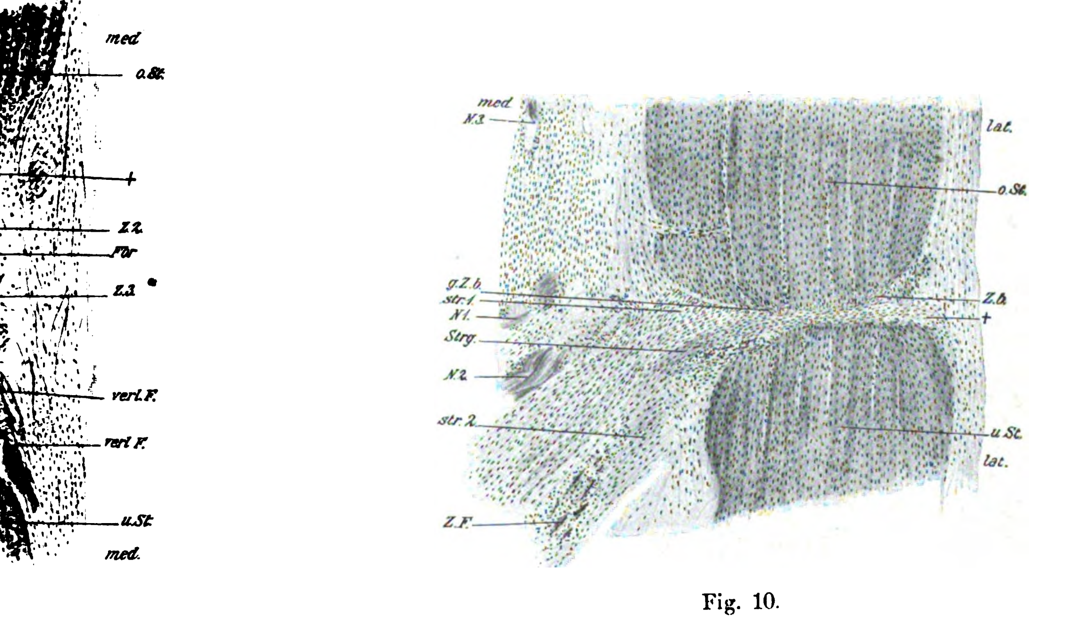


Fig. 10.

gelmann in Leipzig.

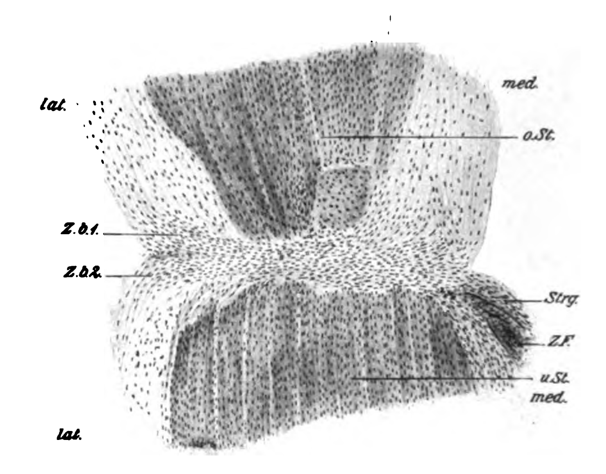


Fig. 11.

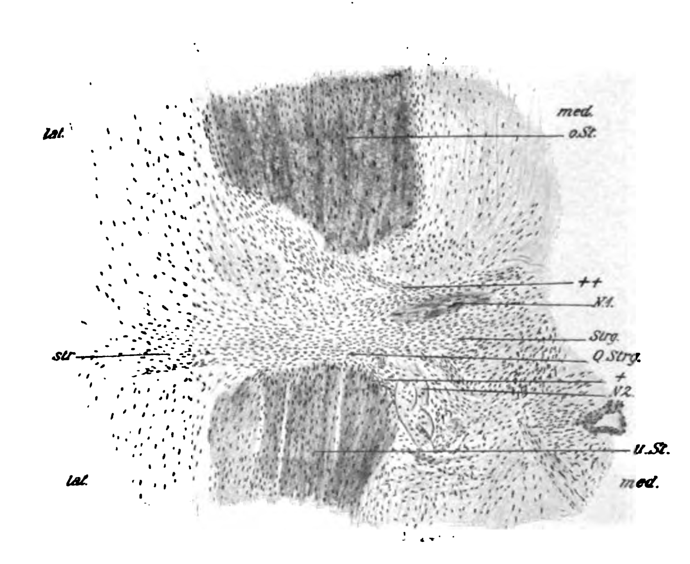


Fig. 13.

Verlag von Wilhelm Enge

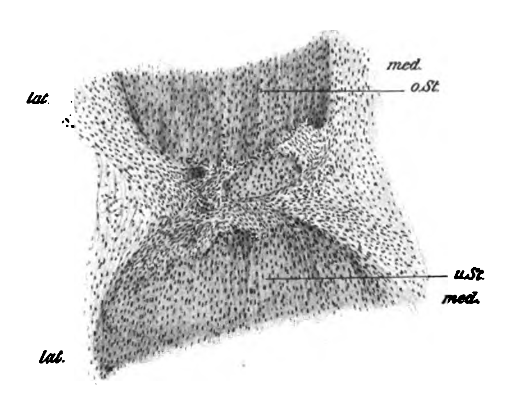


Fig. 12.

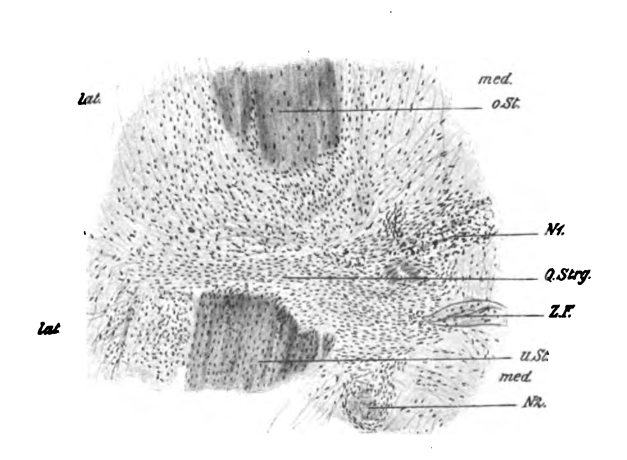
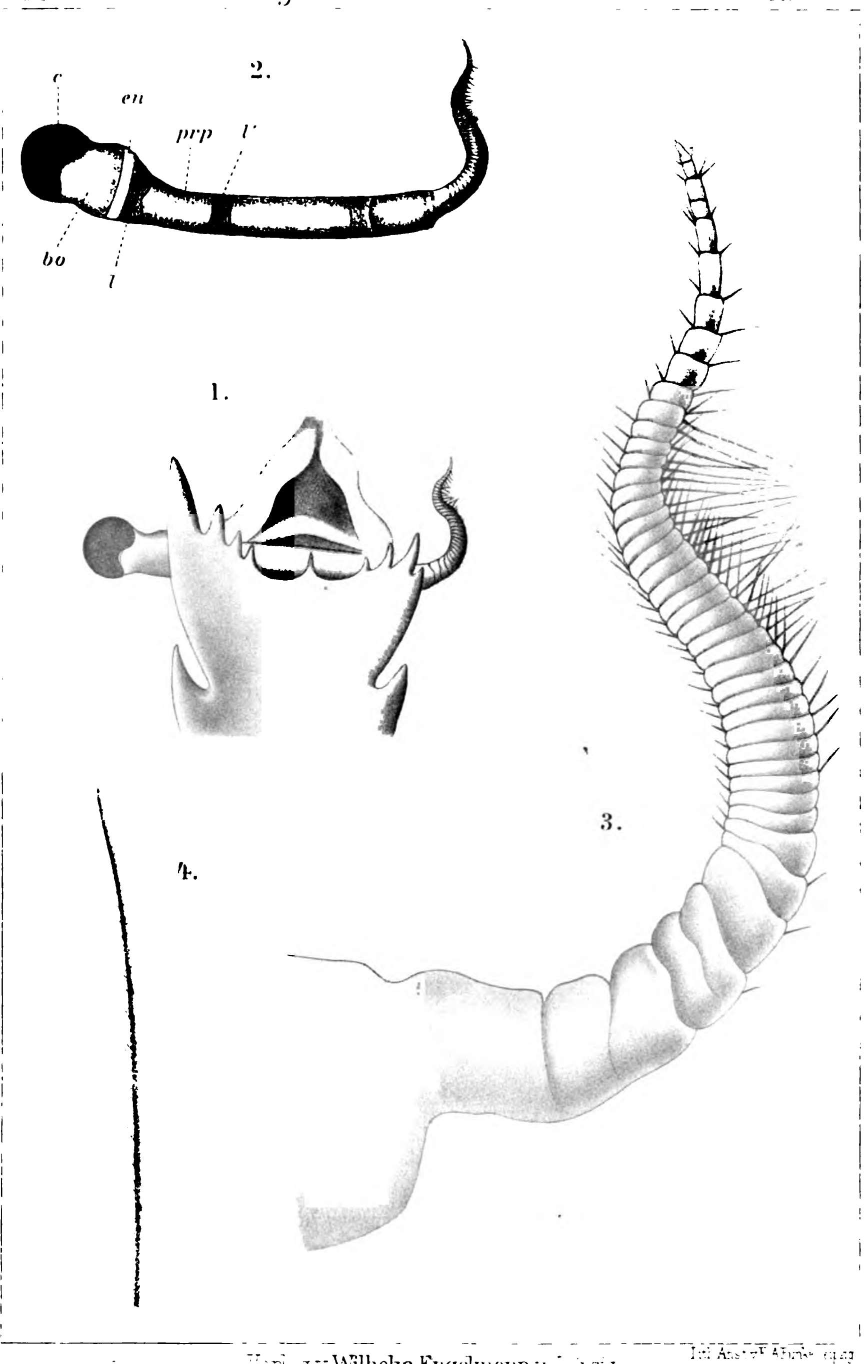


Fig. 14.

ann in Leipzig.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

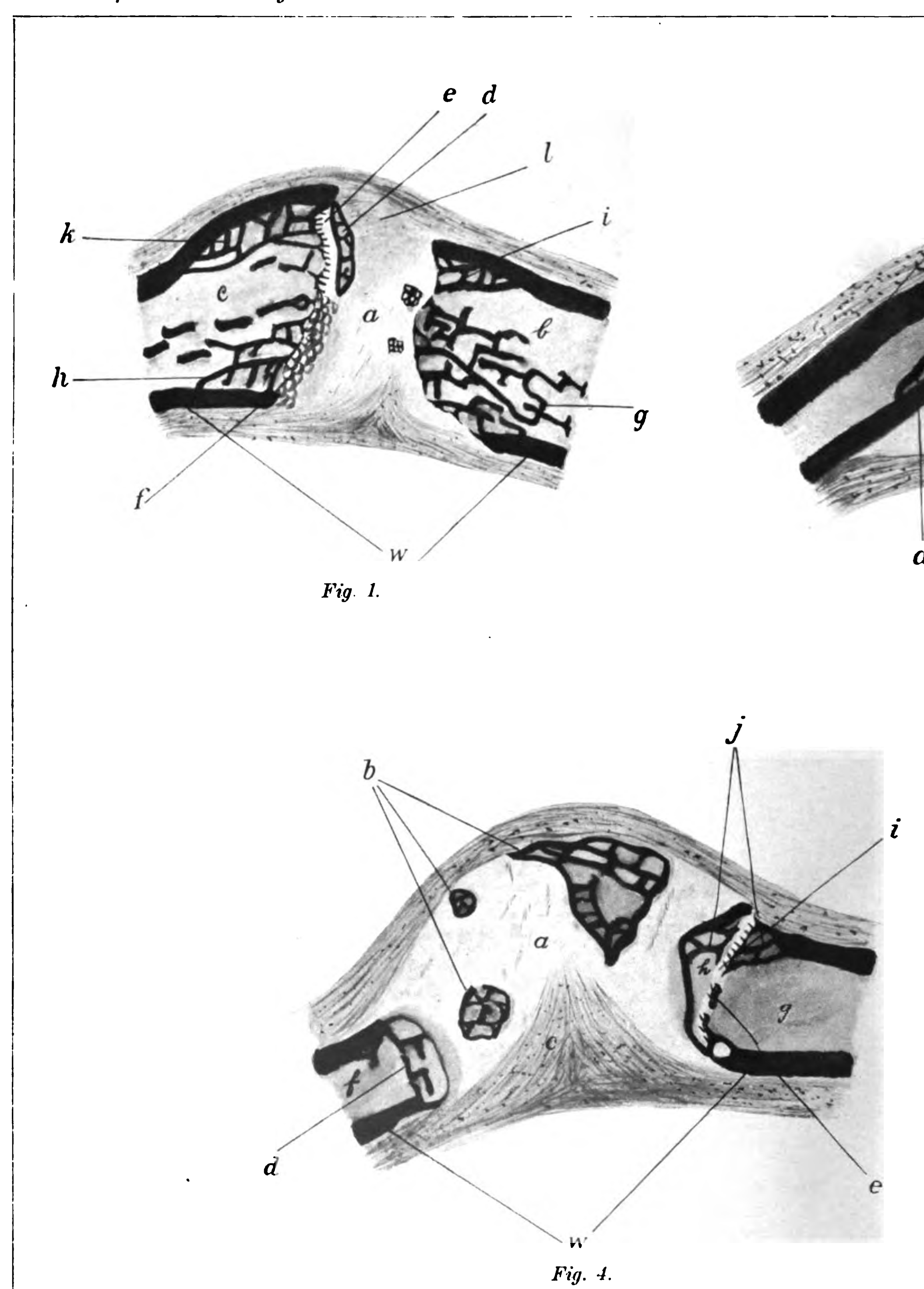


Fig. 1.

Fig. 4.

Verlag von Wilhelm

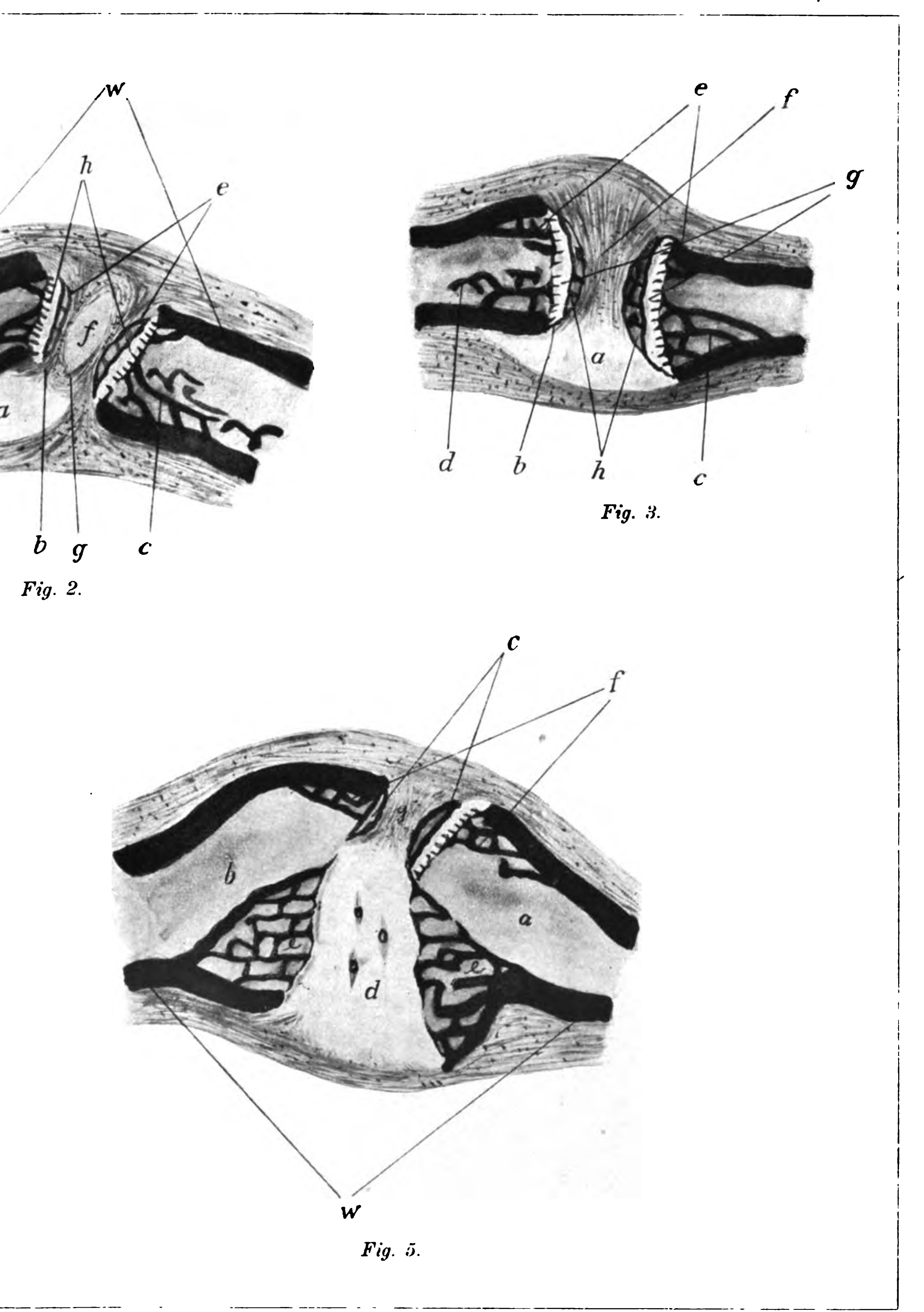
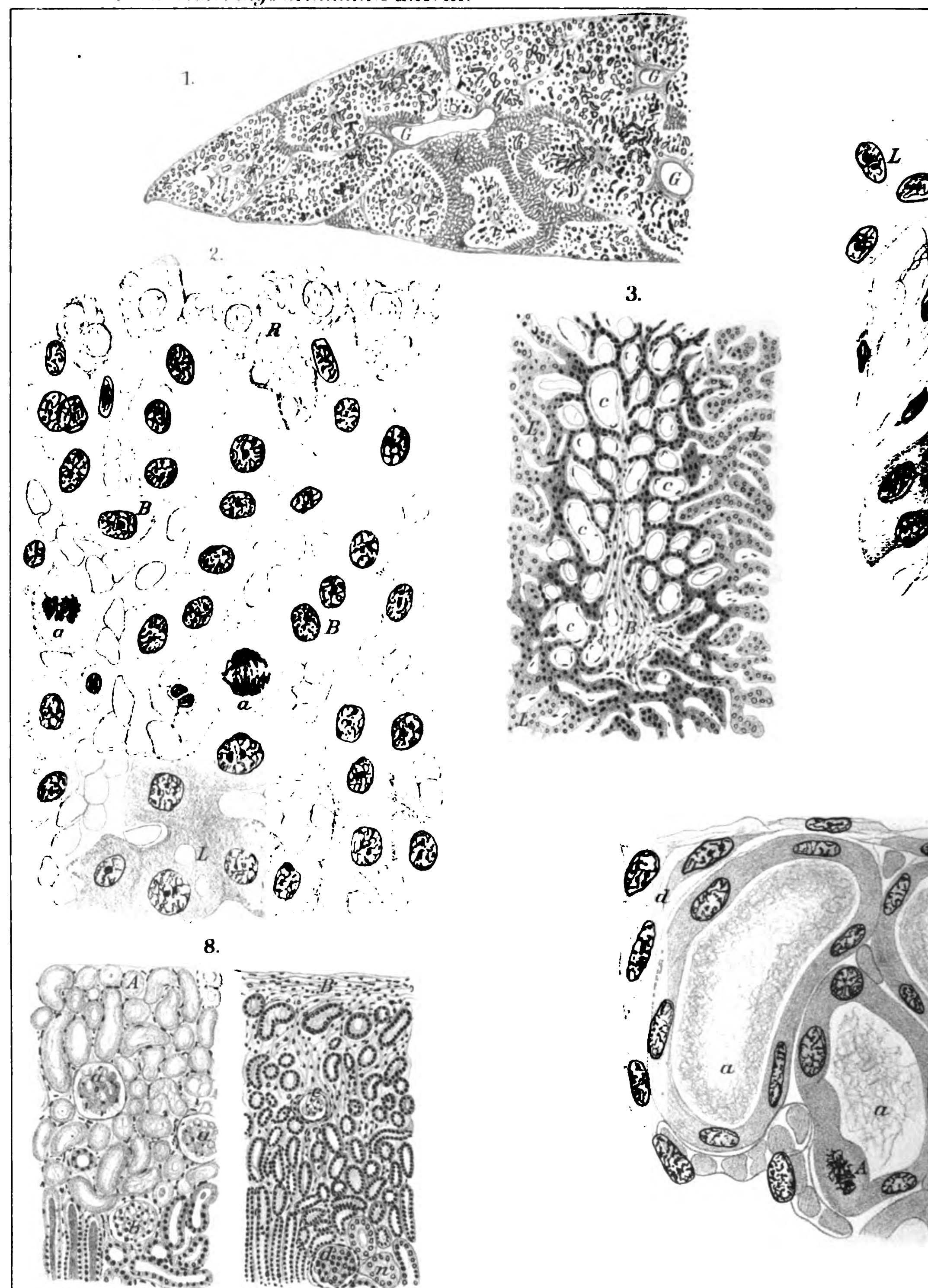


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 5.

gelmann in Leipzig.



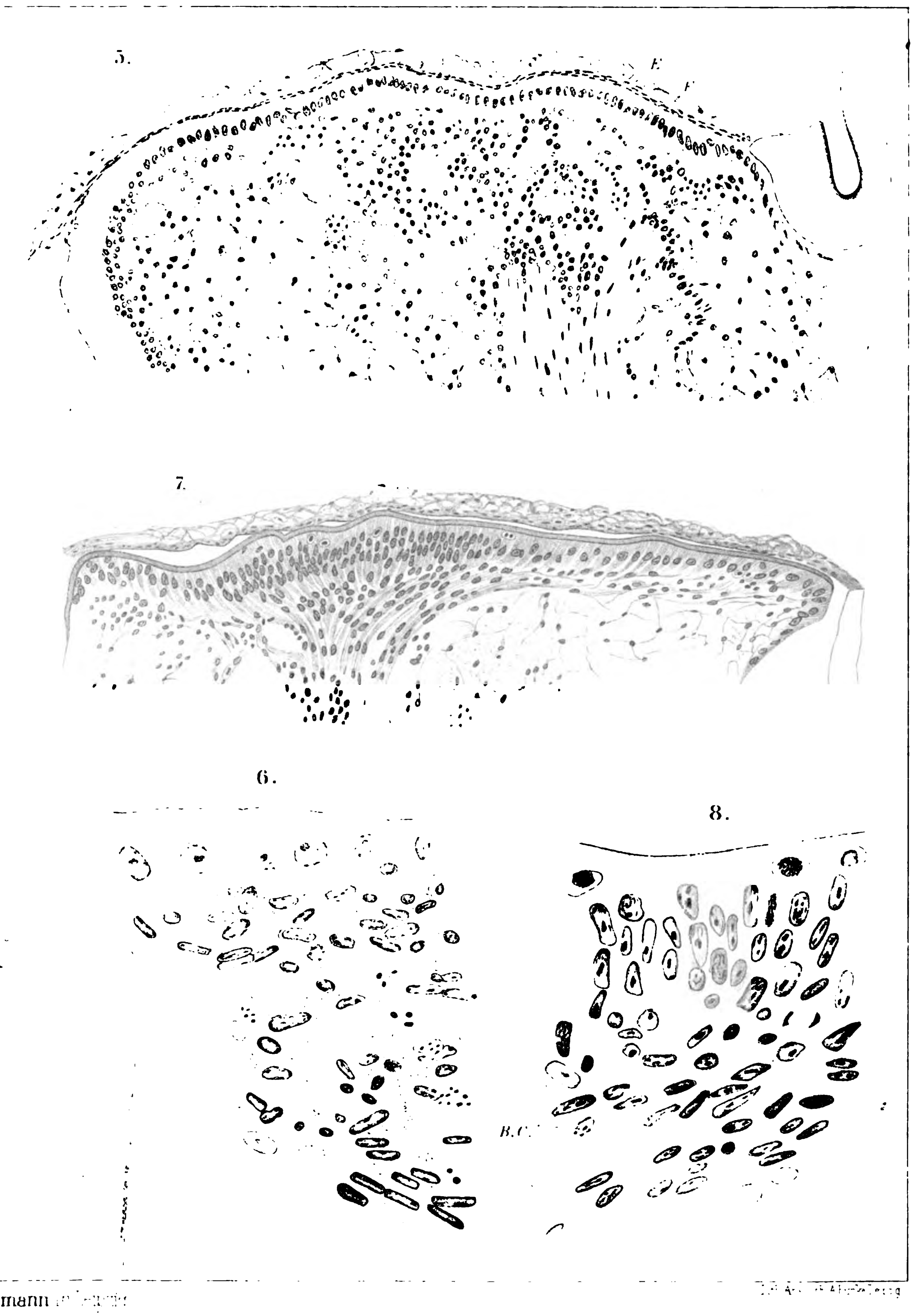
Verlag v. Wilhelm En

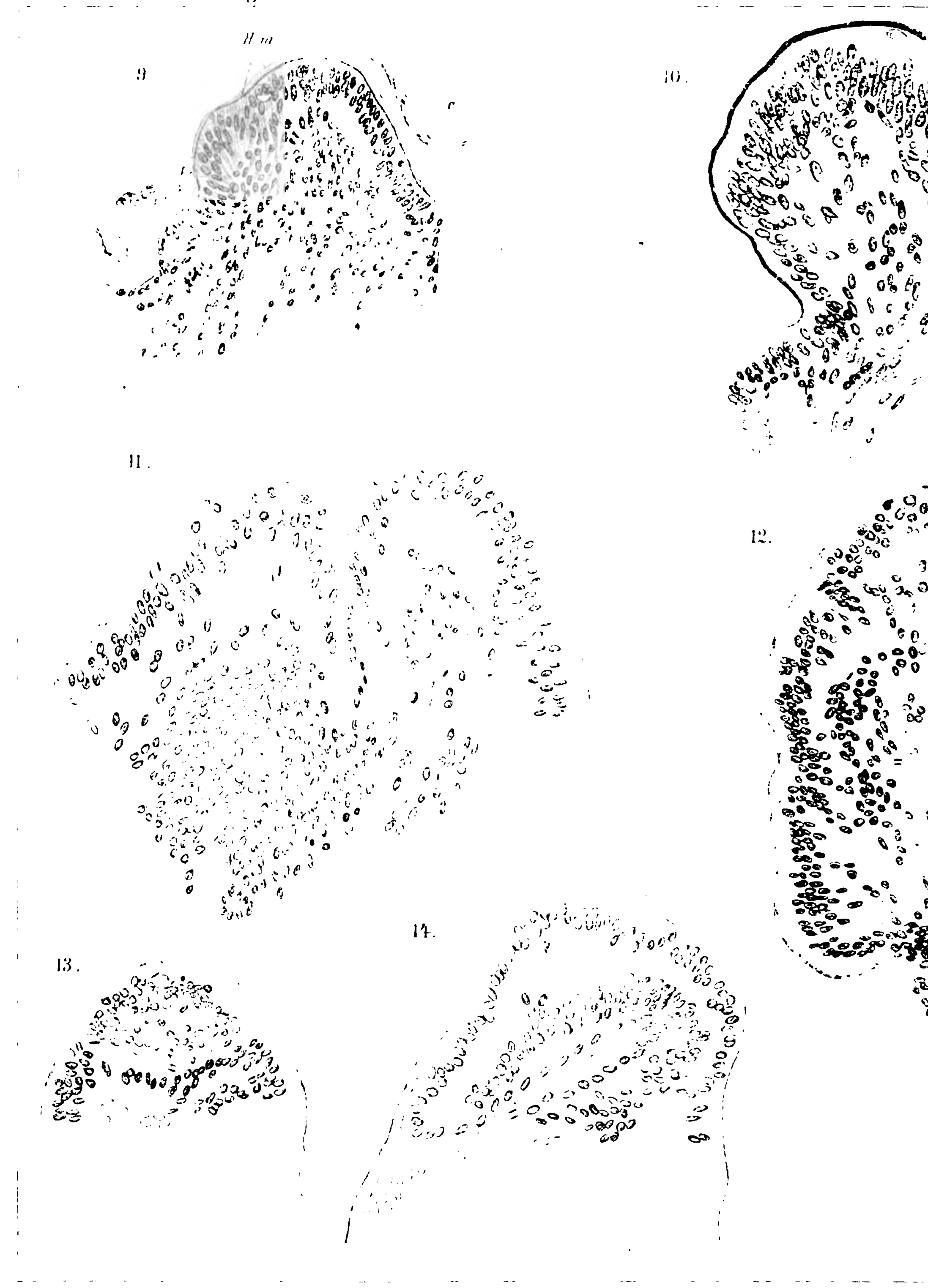


...elmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Wilhelm En

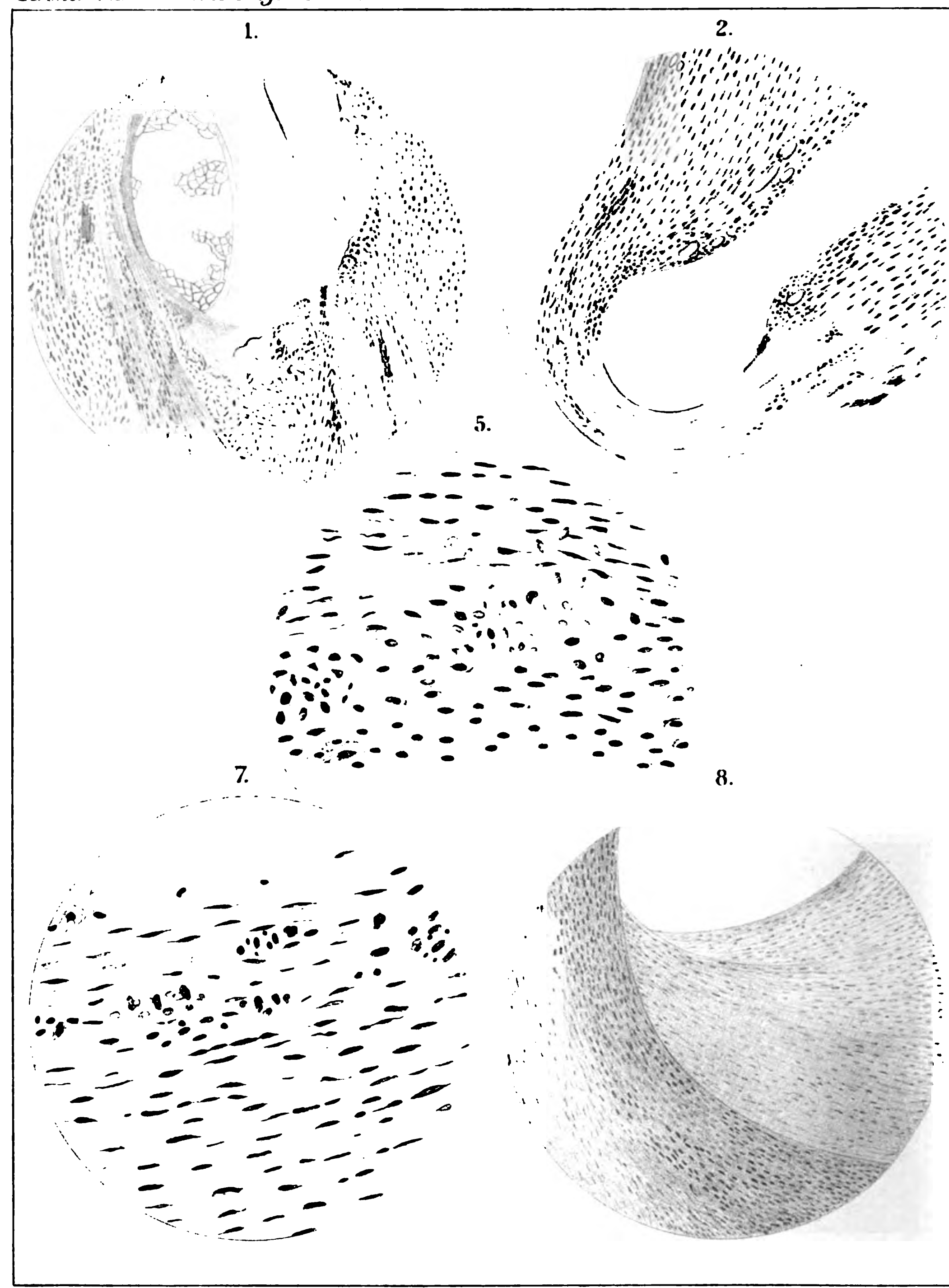

5.
E
F
7.
6.
8.
B.C.



Verlag v. Wilhelm E

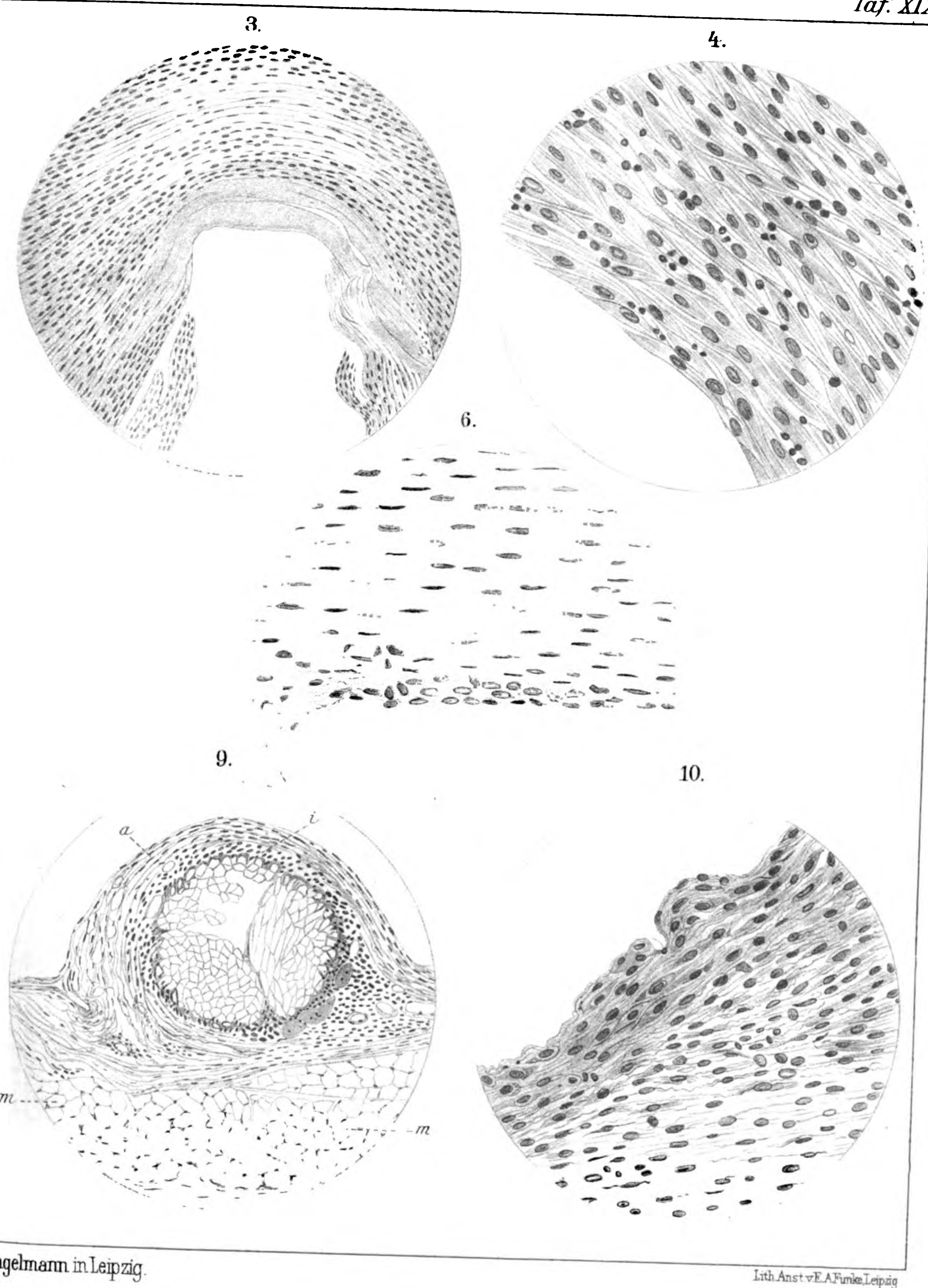


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig
elmann in Leipzig



J Kaneko del.

Verlag v Wilhelm

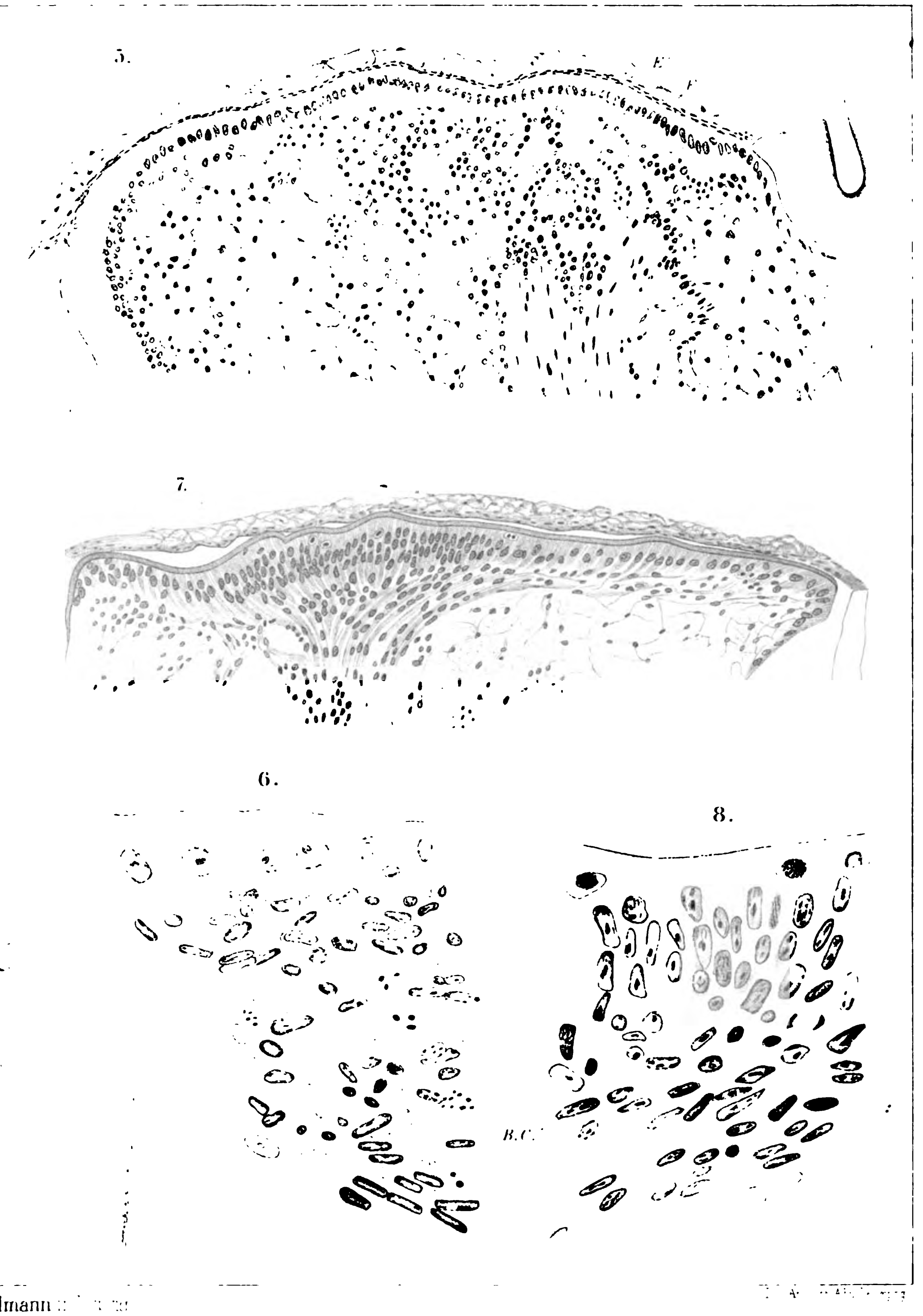


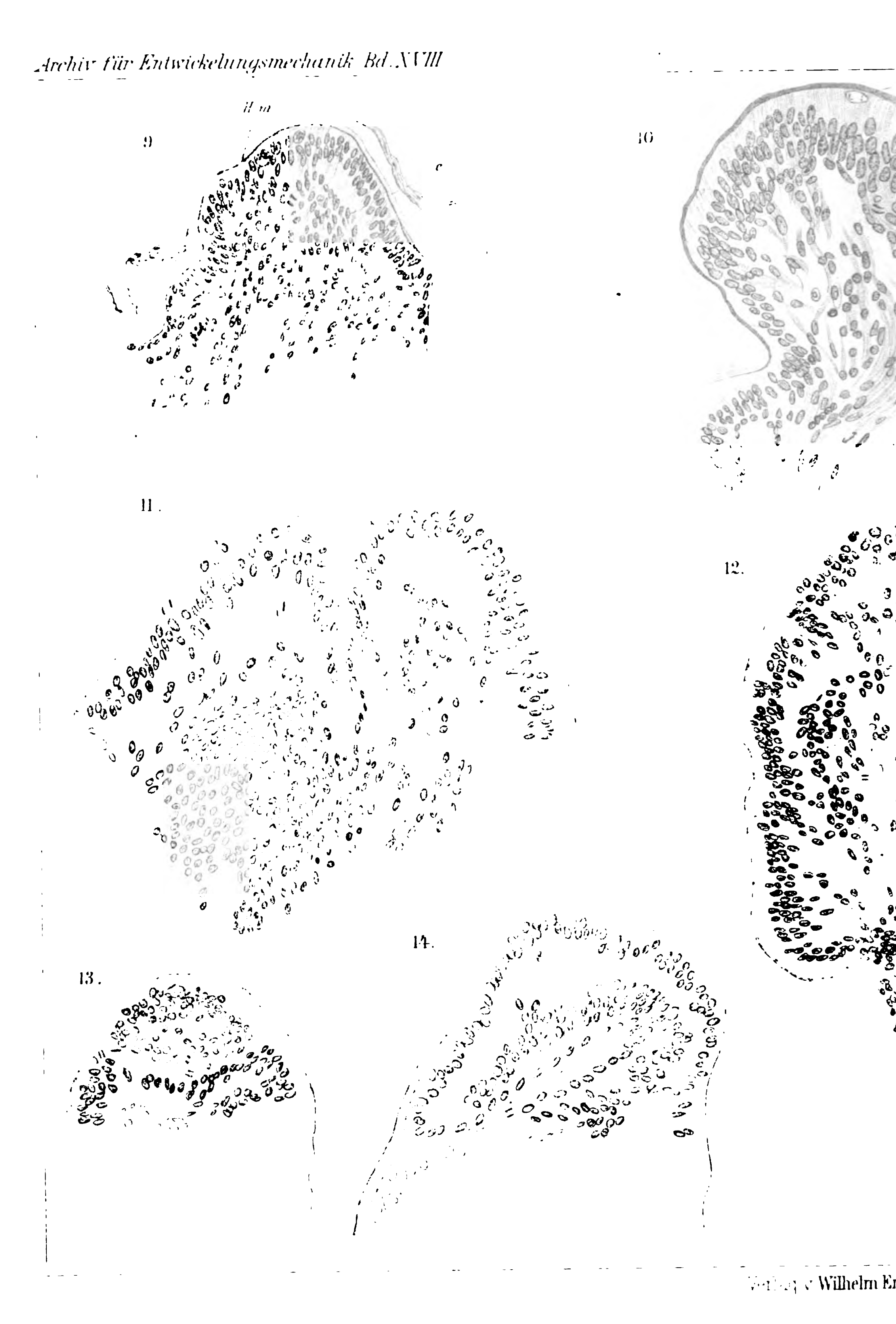
ngelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Wilhelm E.


5.
E
F
7.
6.
8.
B.C.

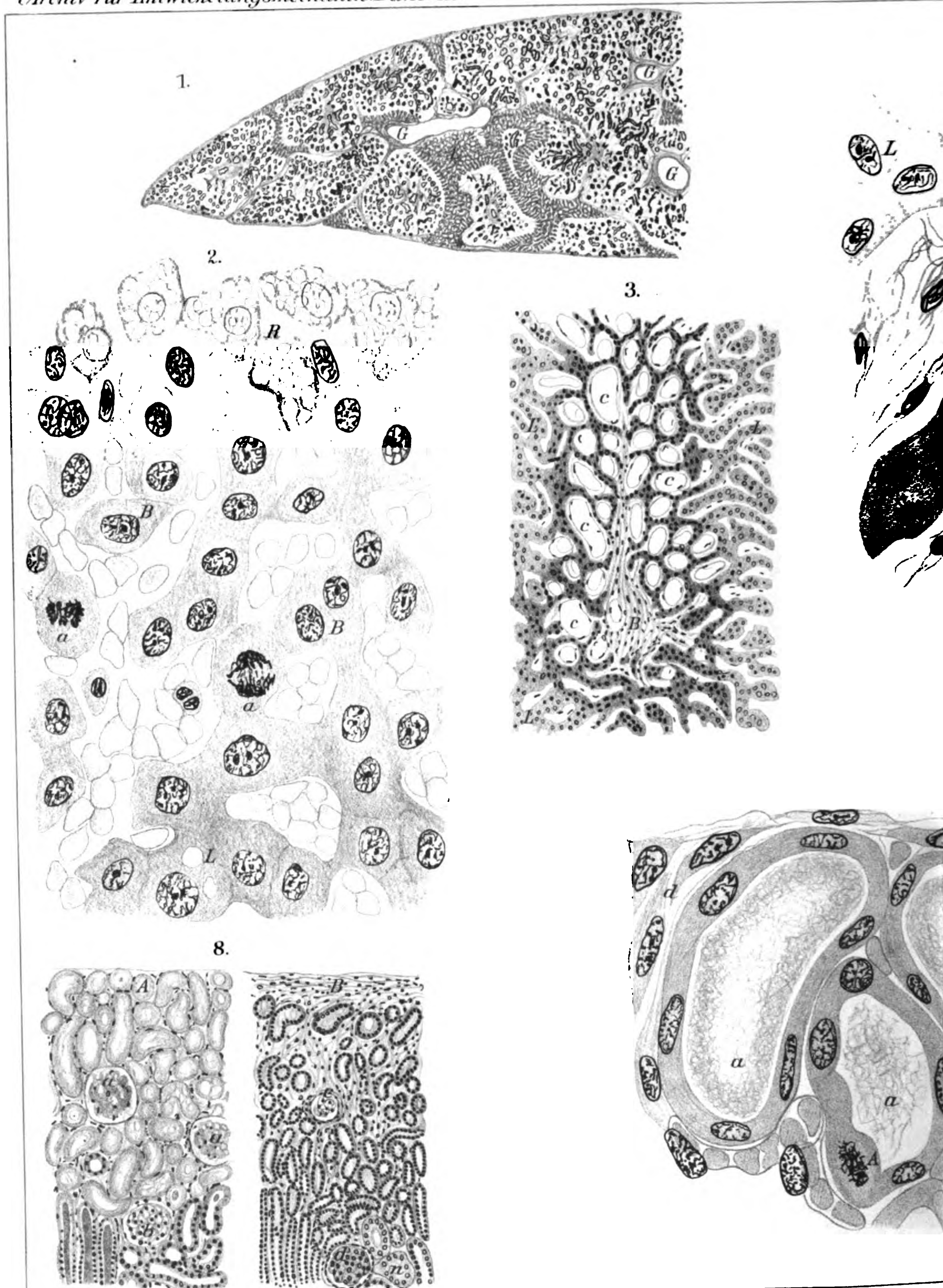


Verlag v. Wilhelm En



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

...gelmann in Leipzig



Verlag v. Wilhelm En

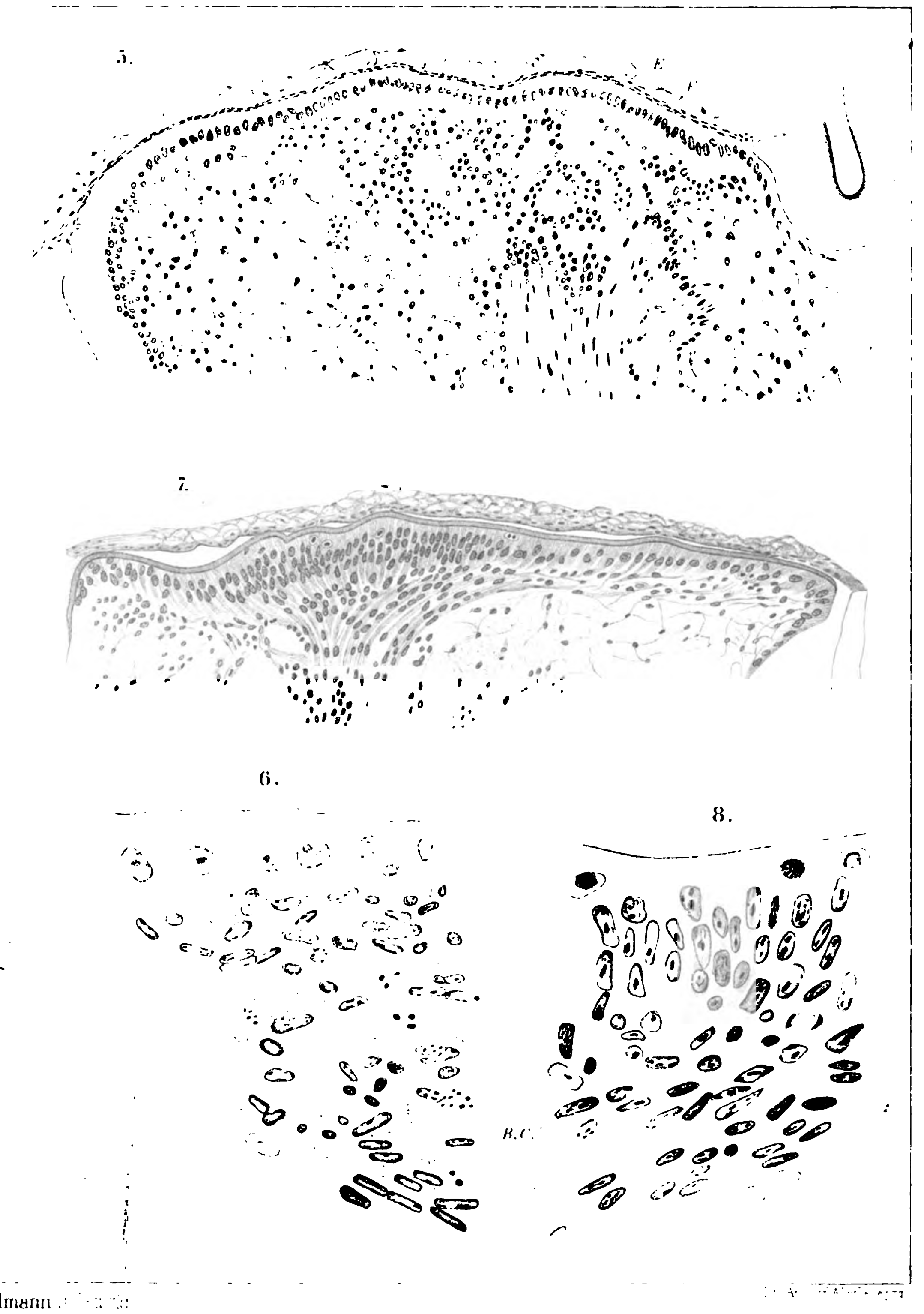


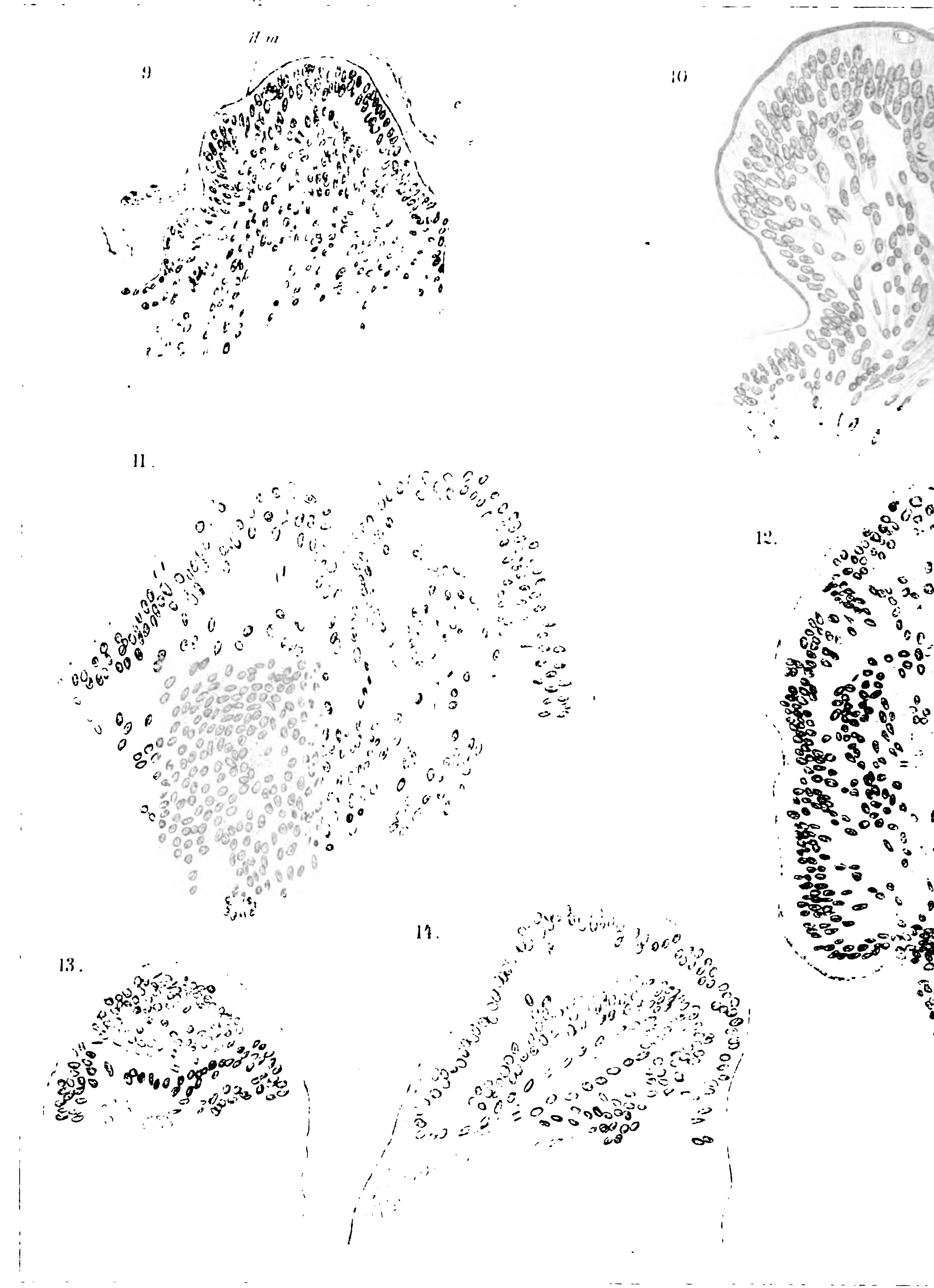
mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Wilhelm E


5.
E
F
7.
6.
8.
B.C.

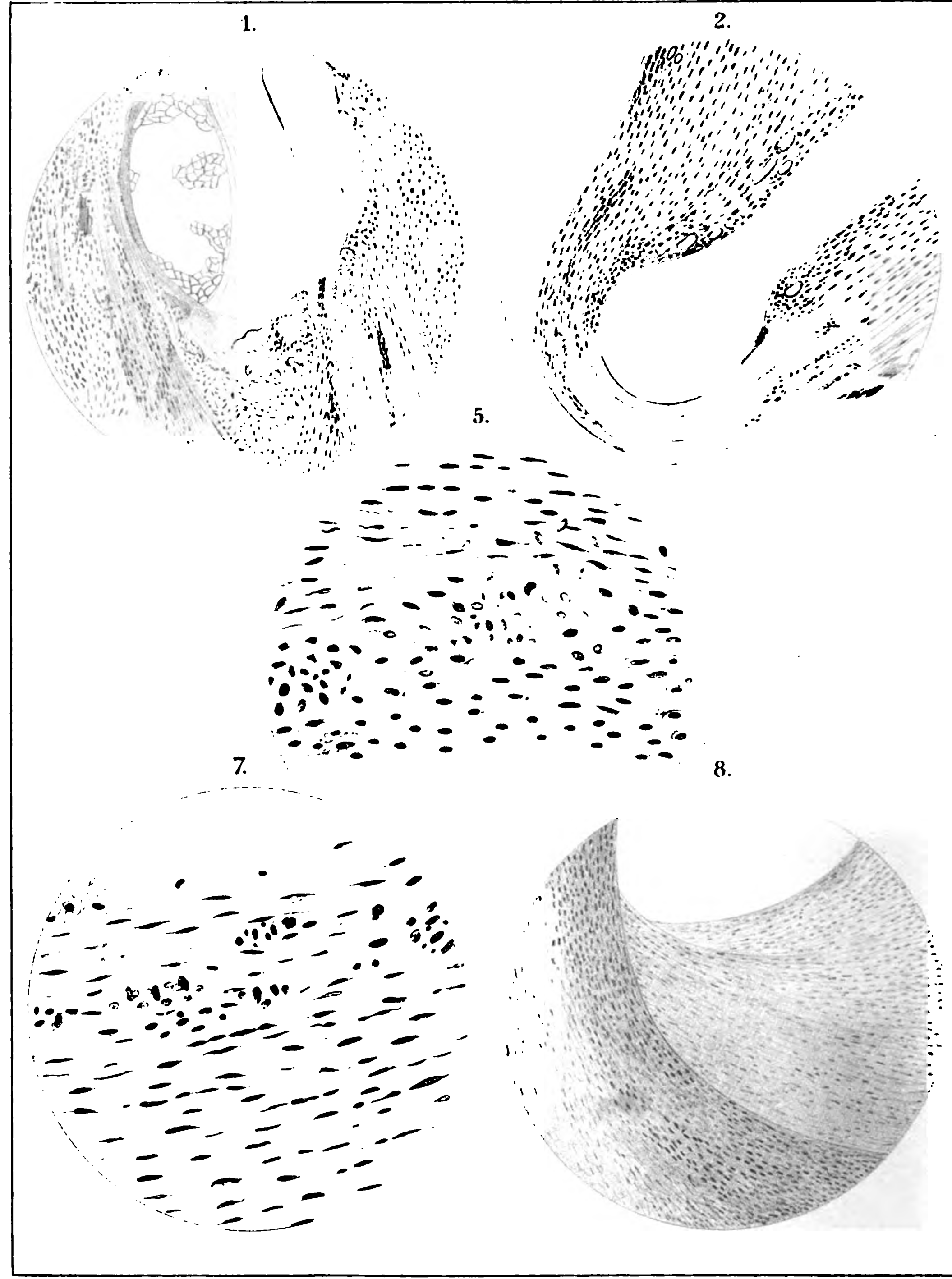


Verlag v. Wilhelm En



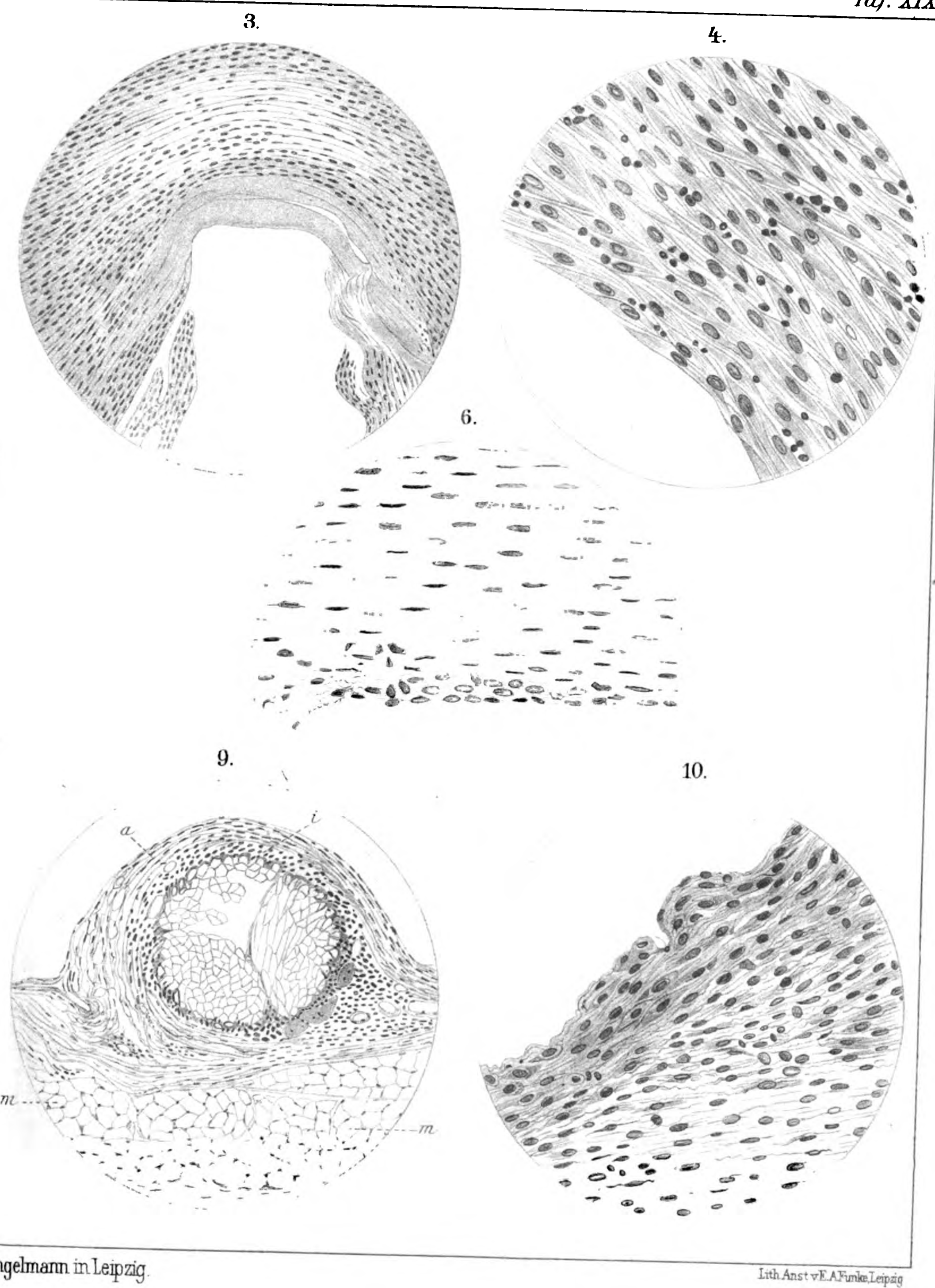
...elmann in Leipzig

lith. Anst. v. A. Funke Leipzig

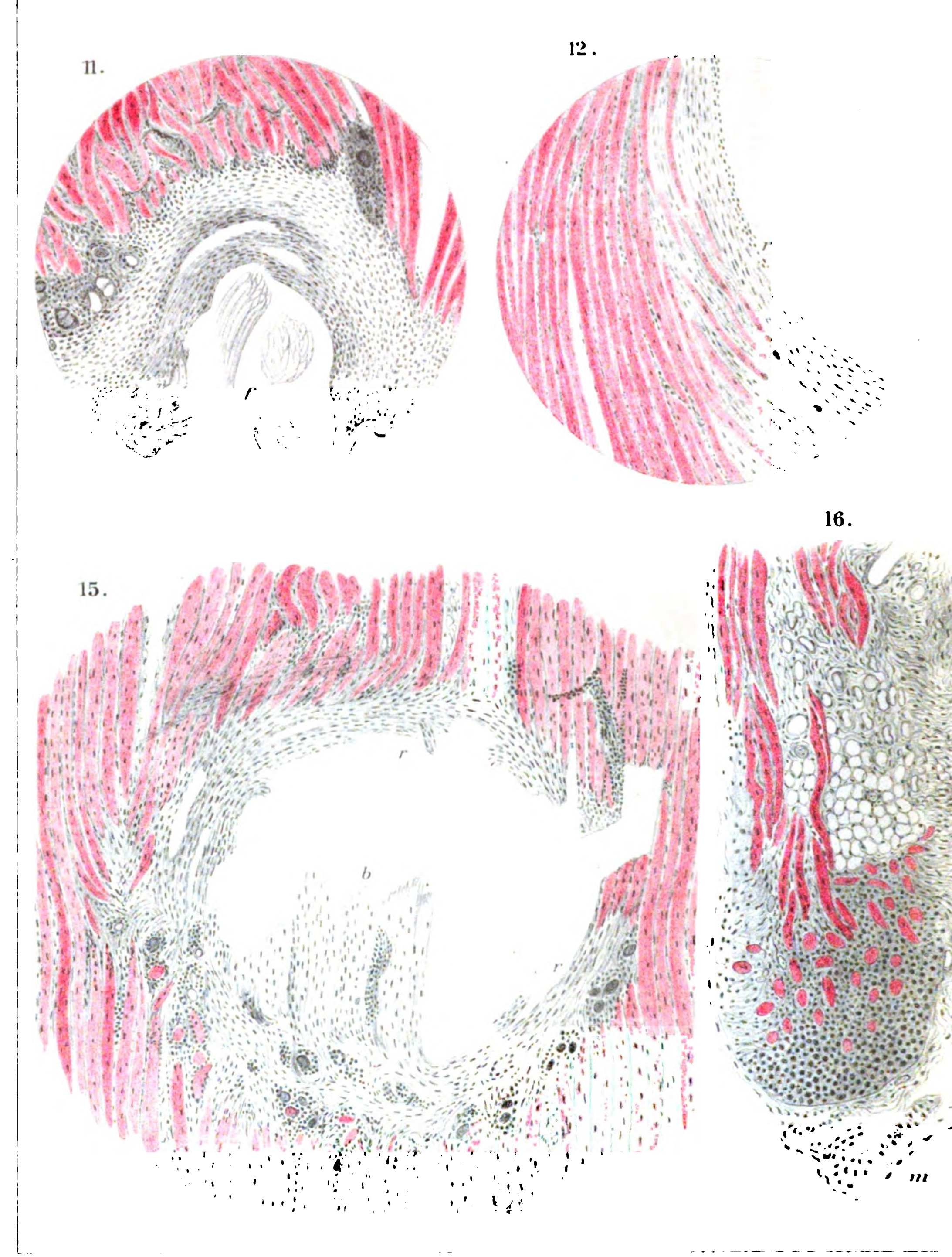


J Kaneko del.

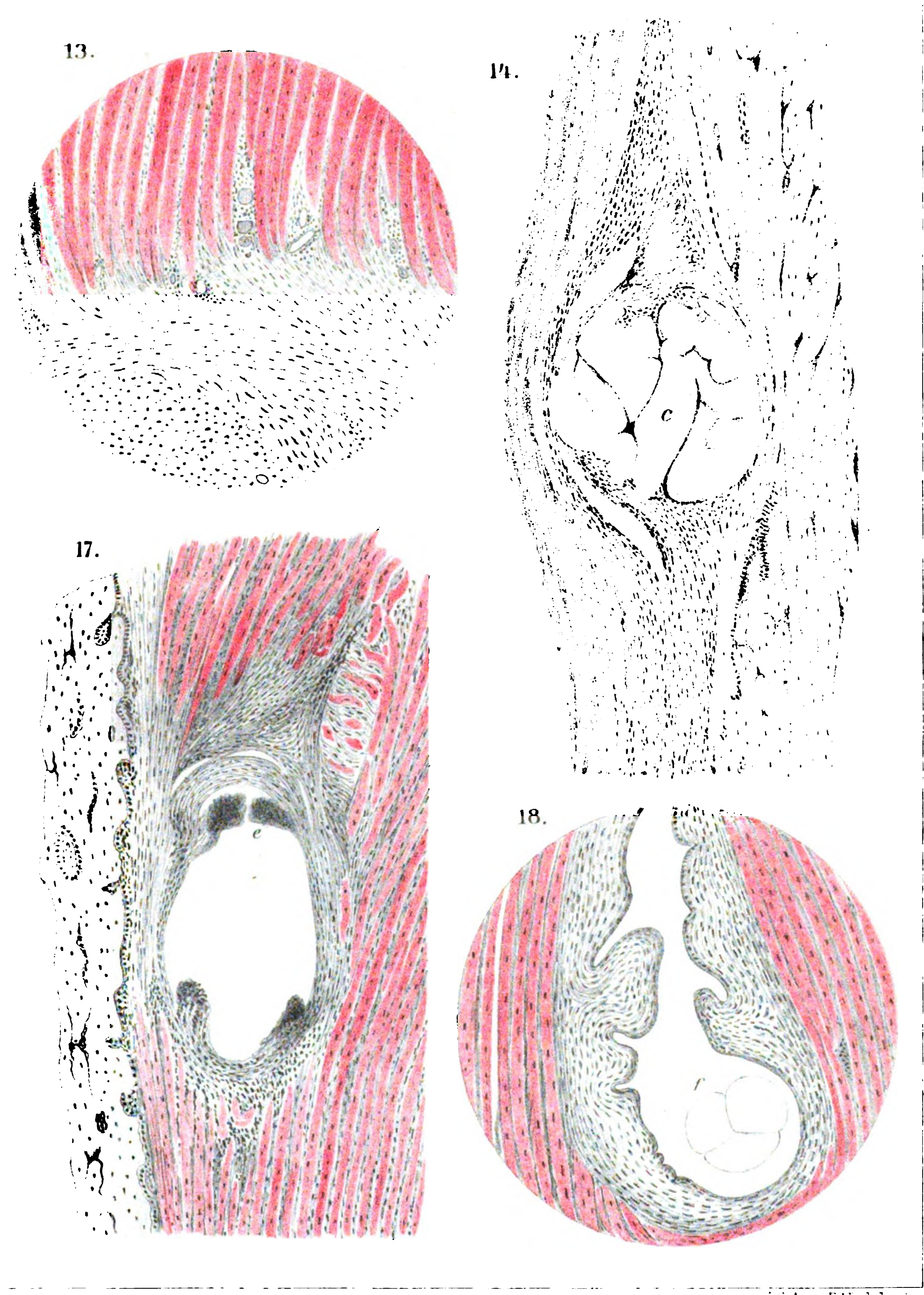
Verlag v Wilhelm



...gelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

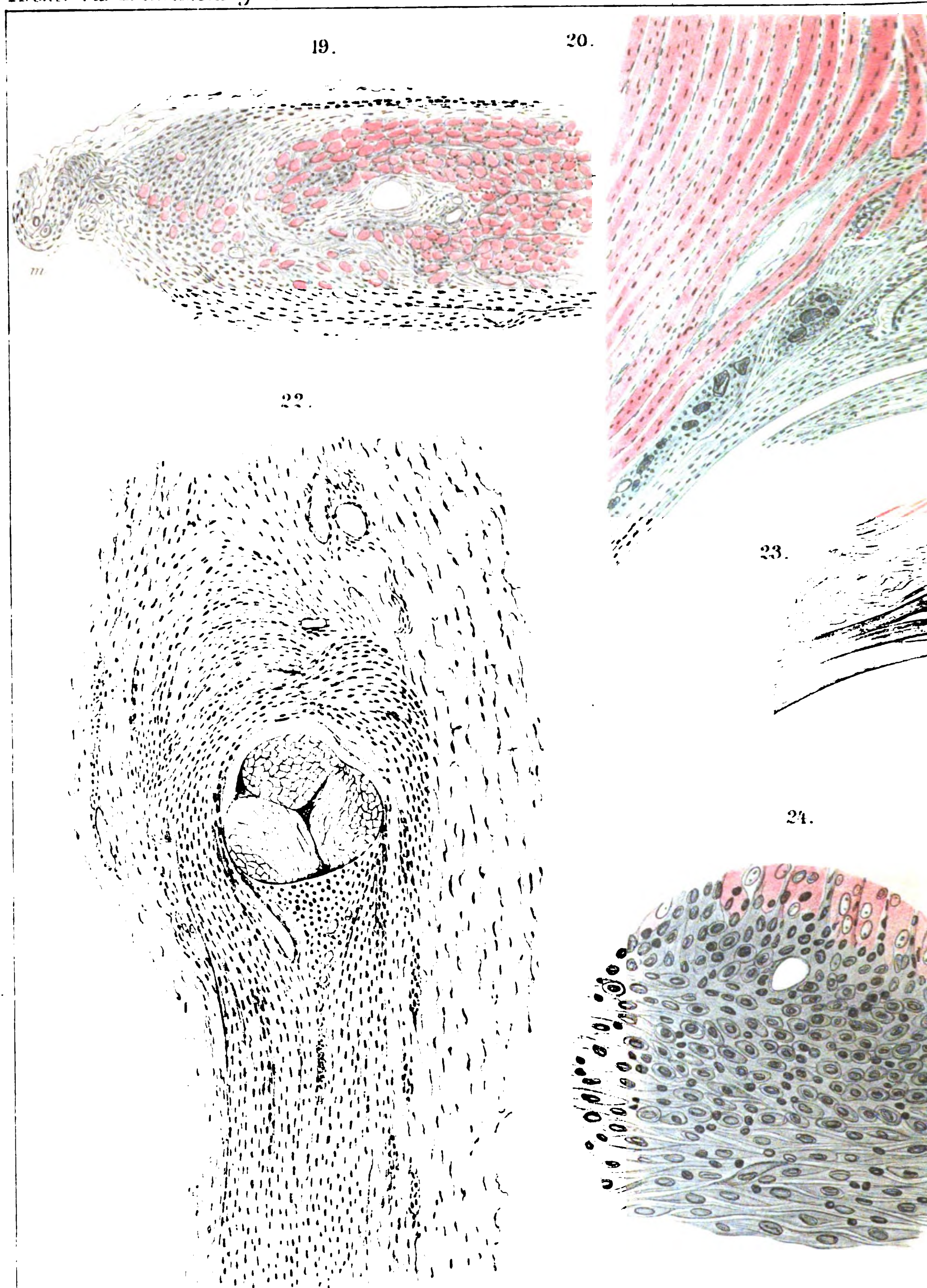


Verlag v Wilhelm E

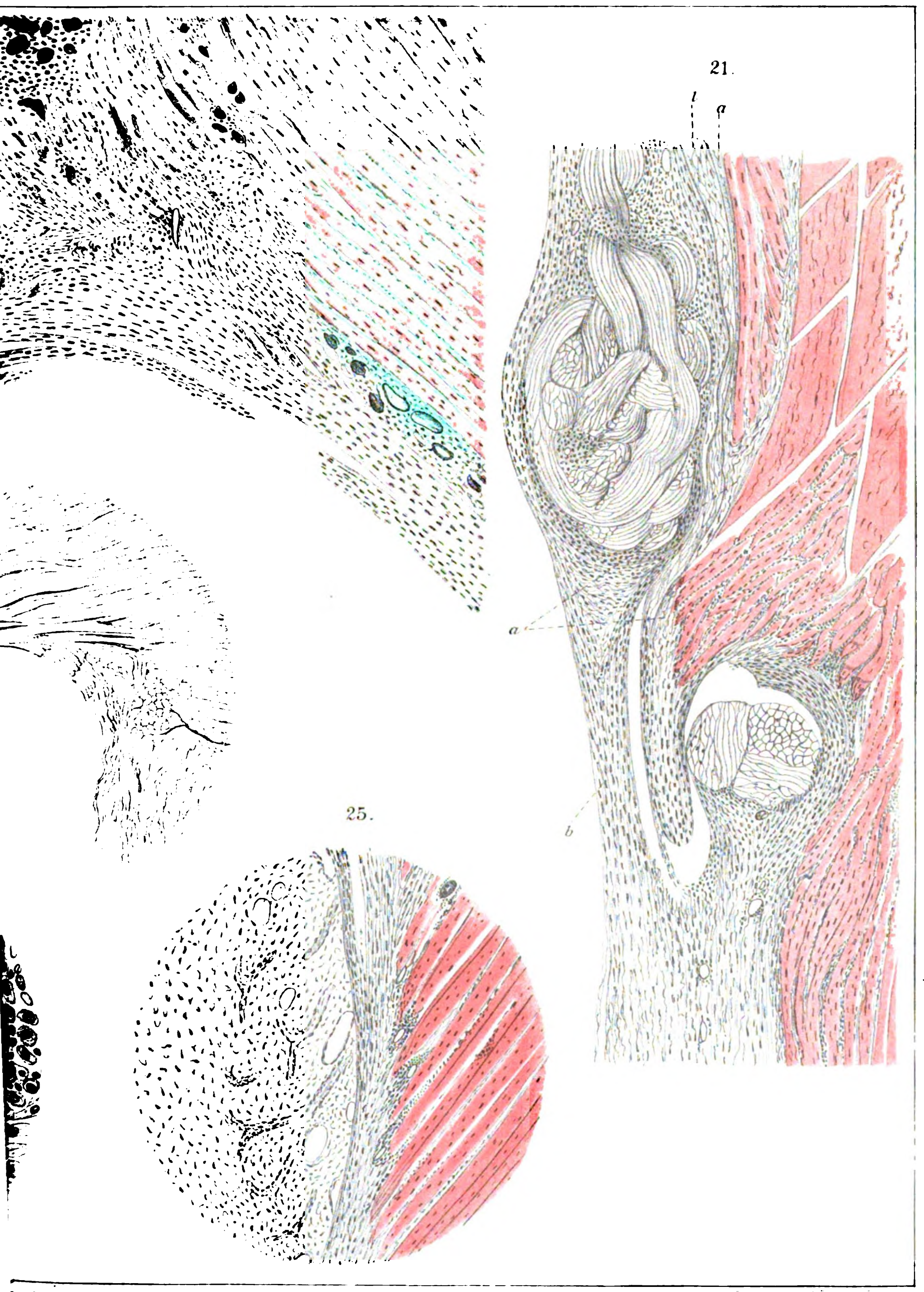


gelmann in Leipzig

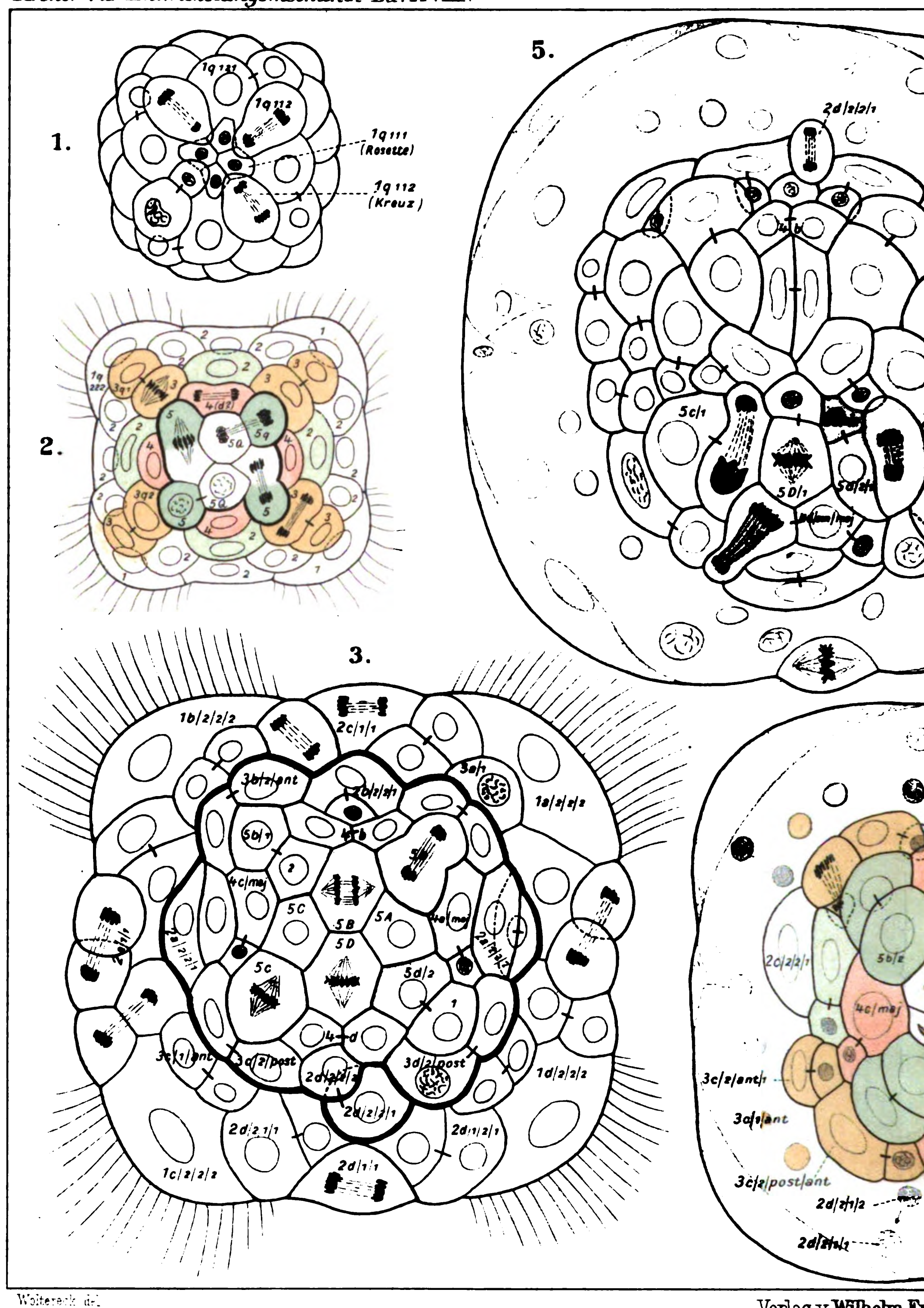
Lith Anst. v E. A Funke Leipzig



Verlag v Wilhelm

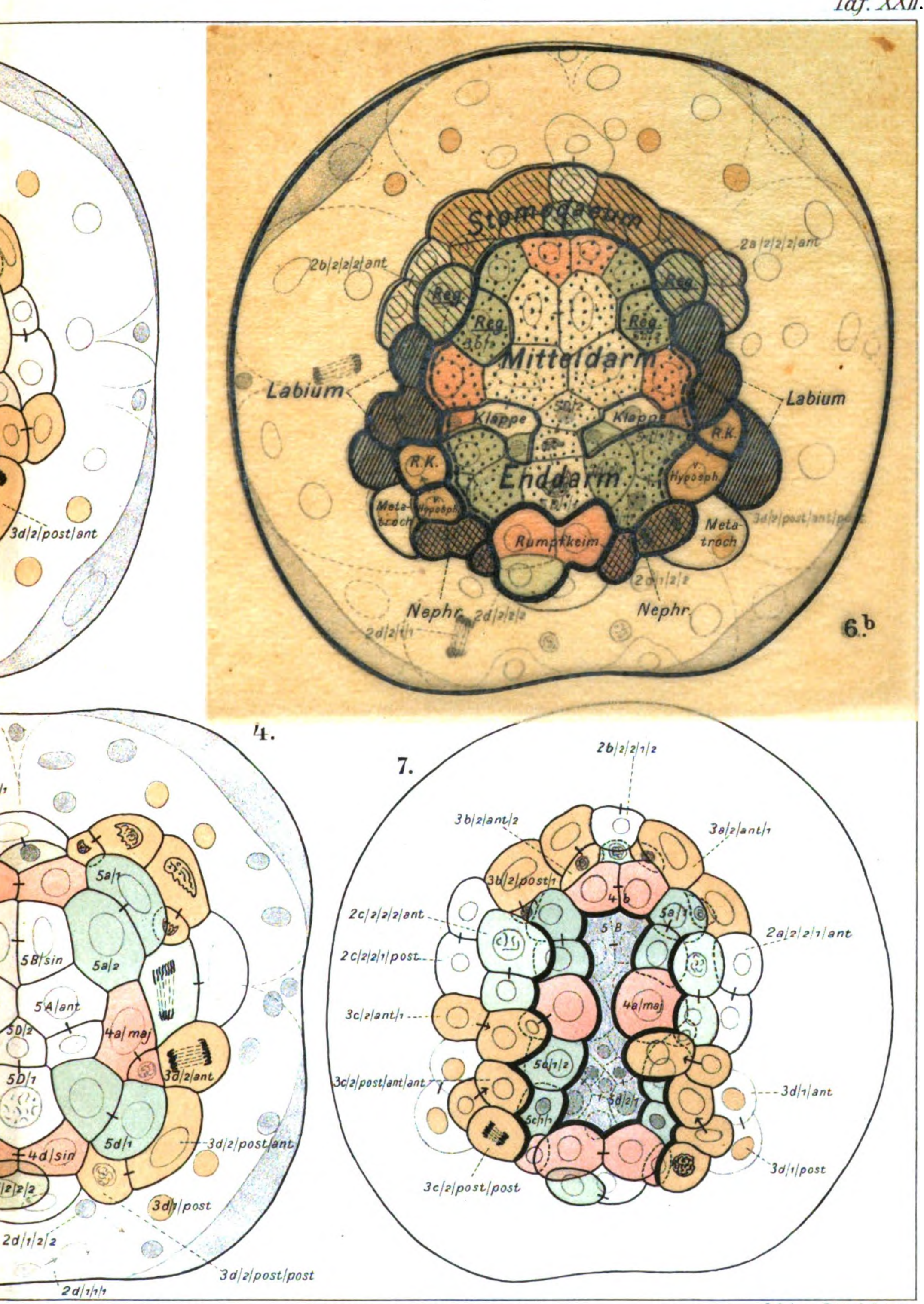


ngelmann in Leipzig



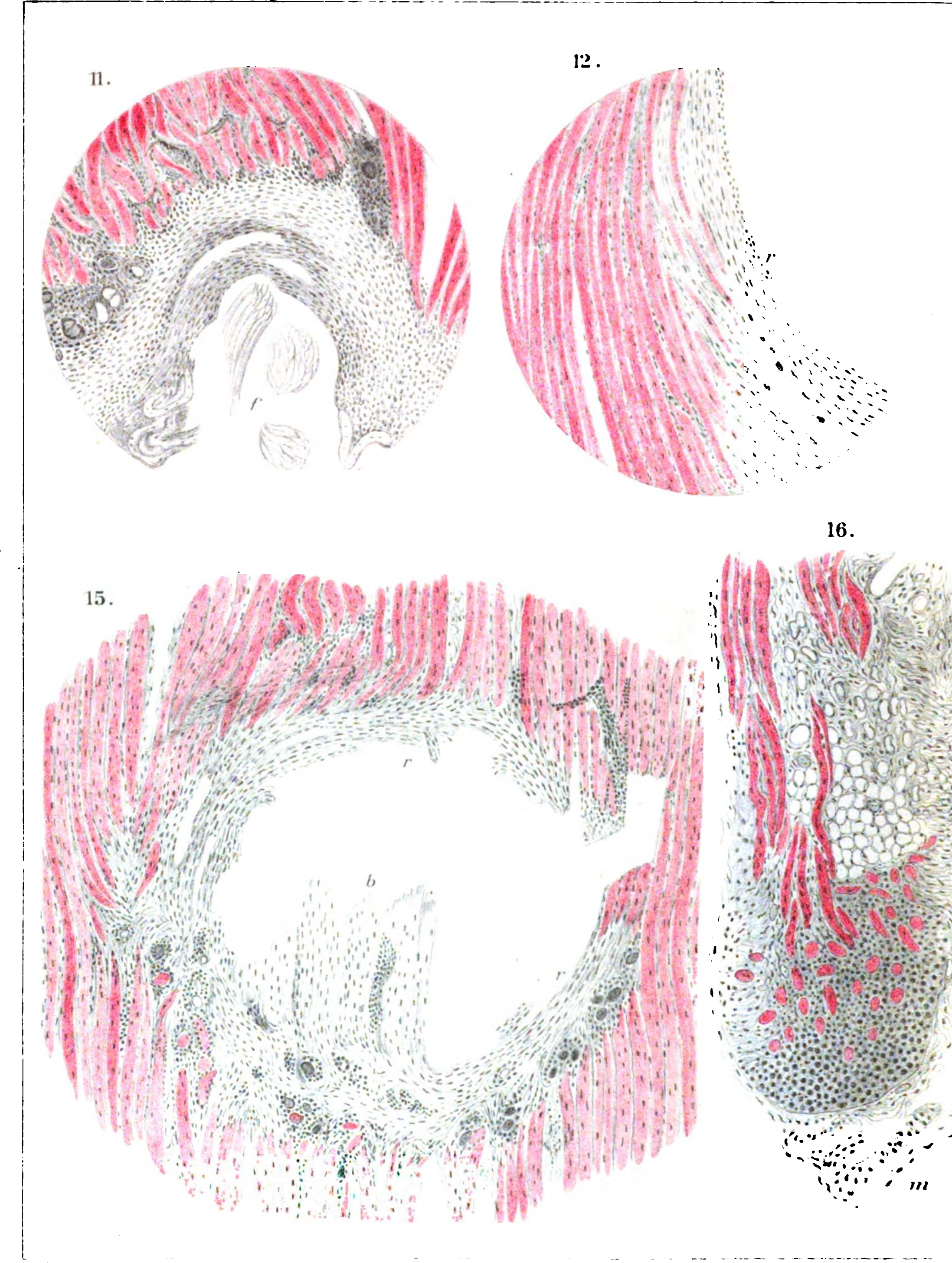
Woltereck del.

Verlag v Wilhelm En

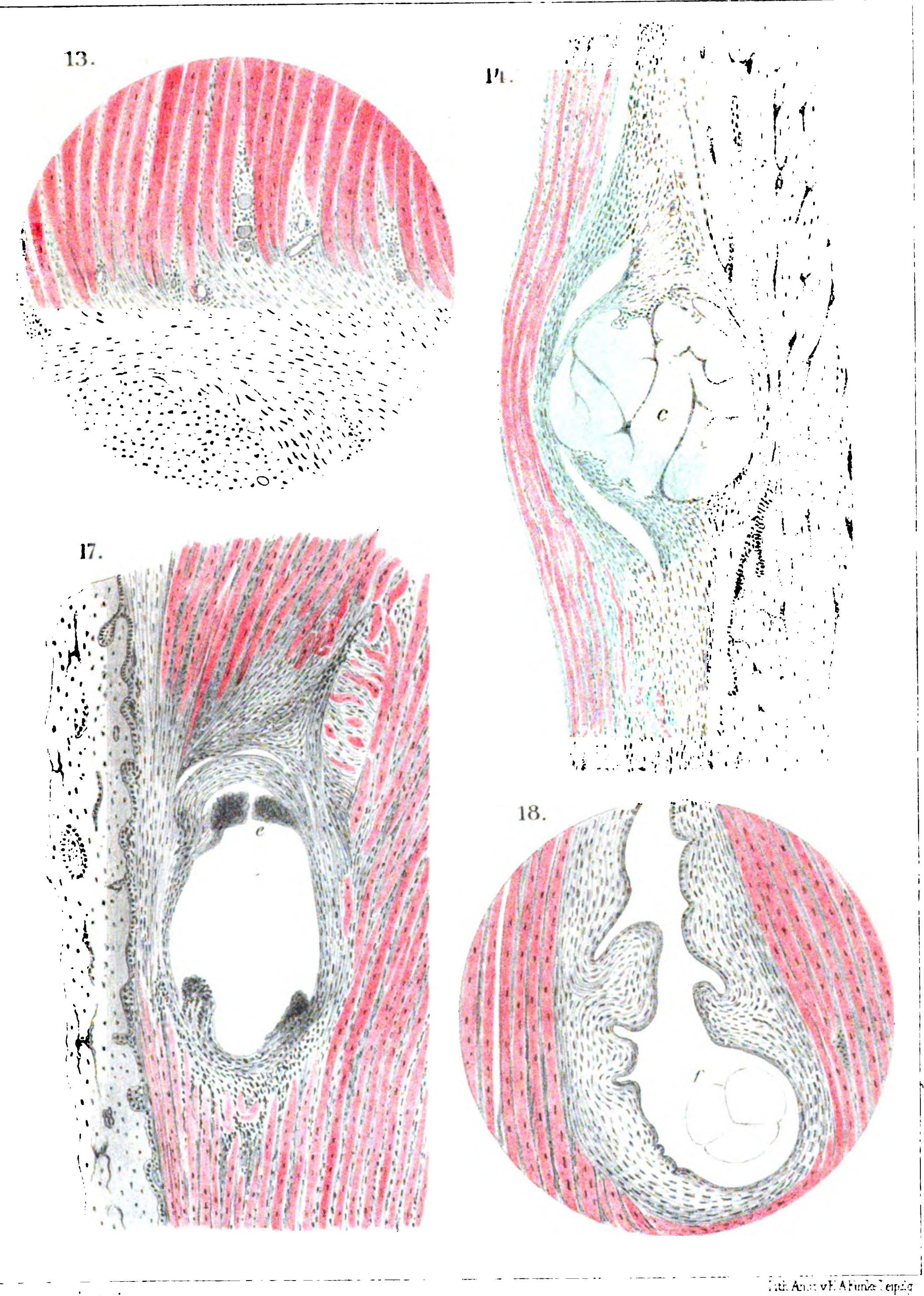


mann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

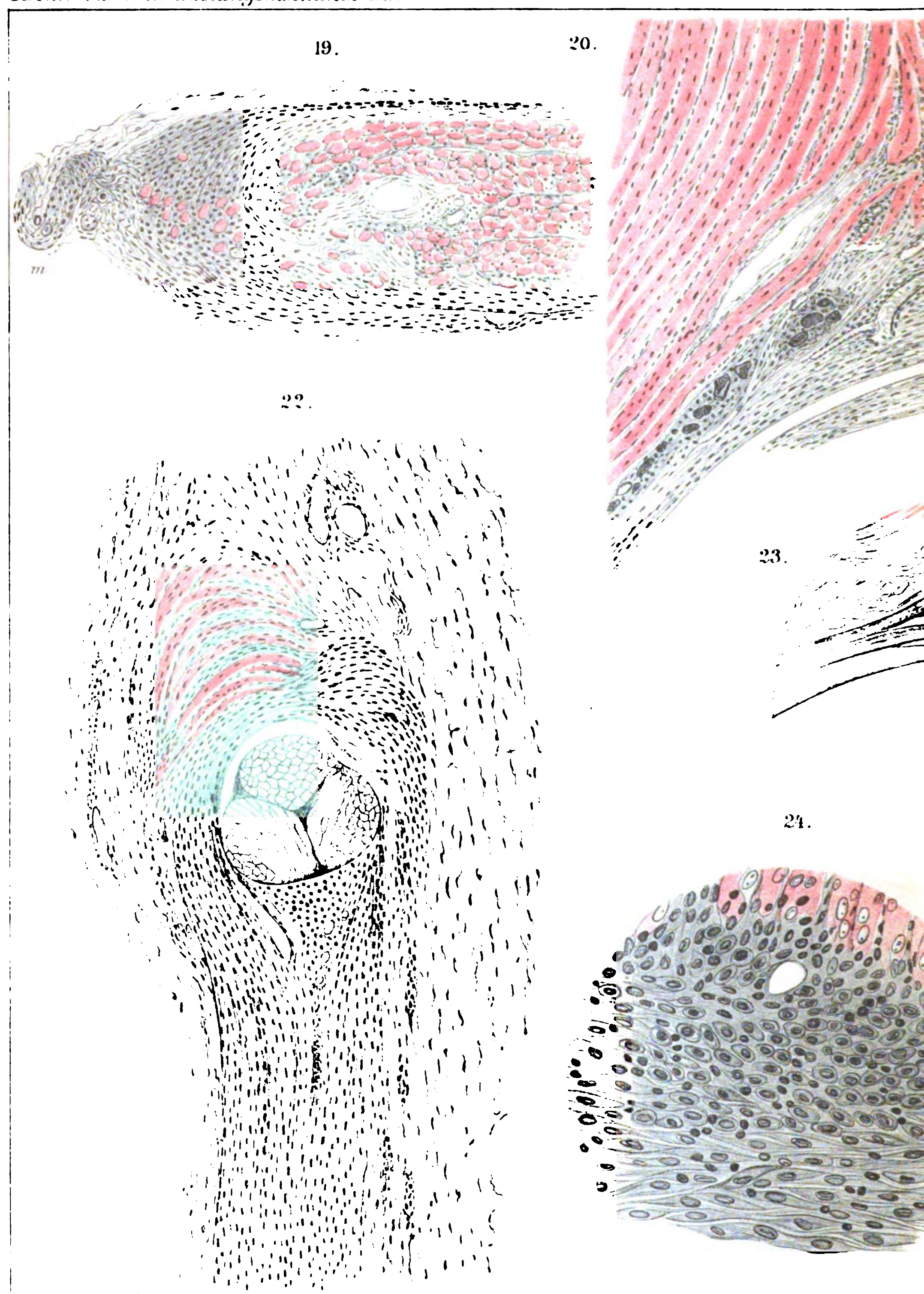


Verlag v Wilhelm E

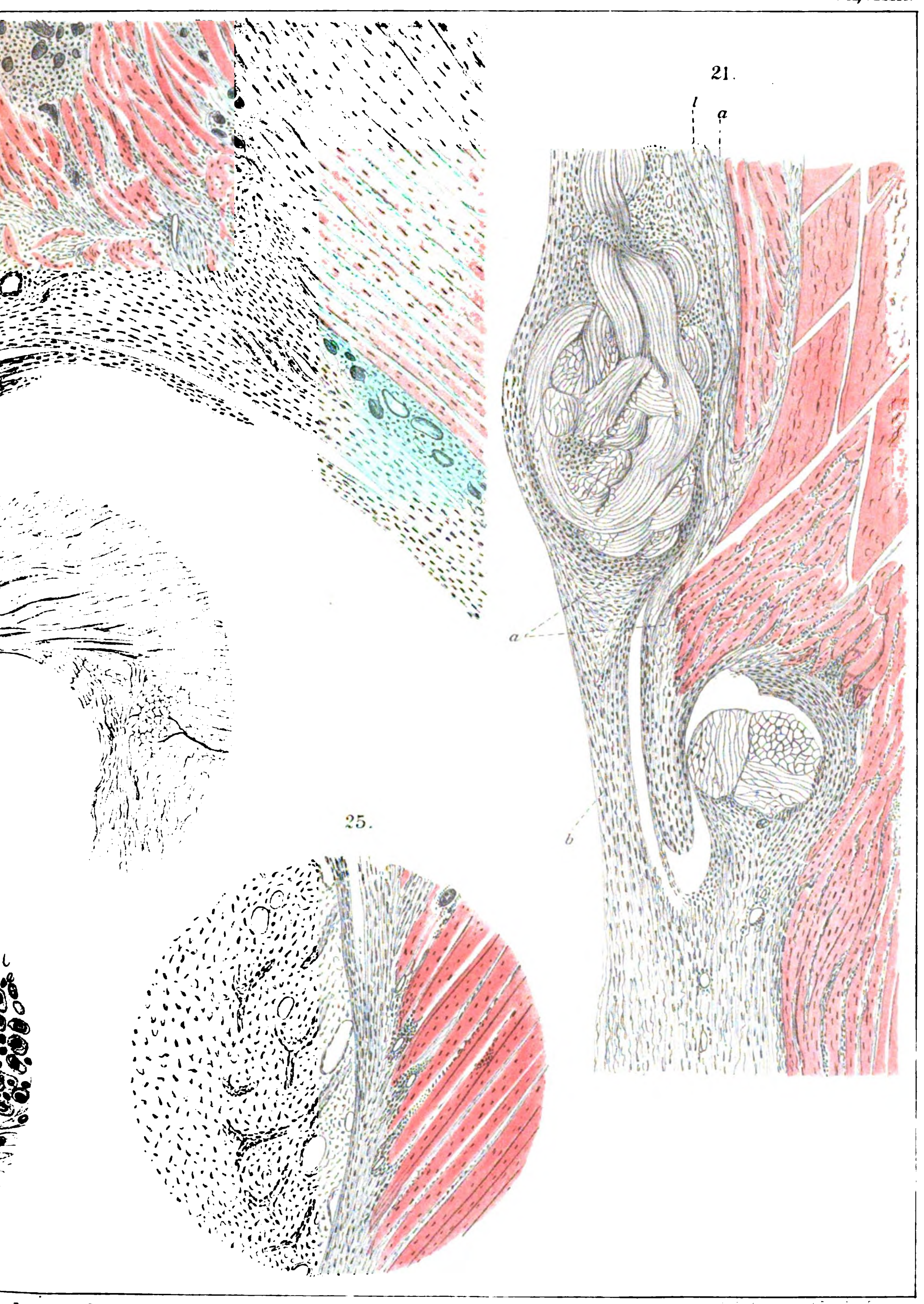


gelmann in Leipzig

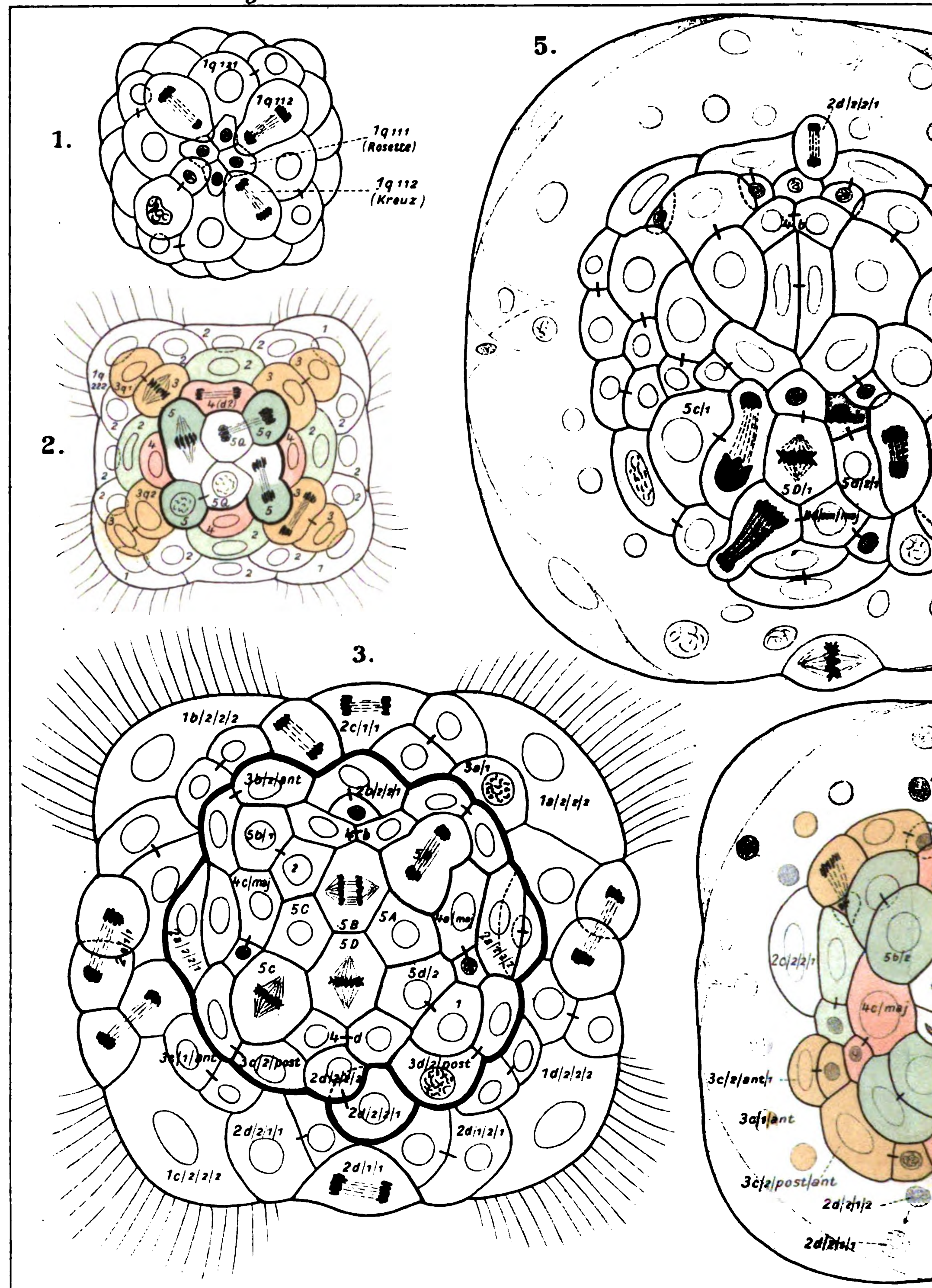
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



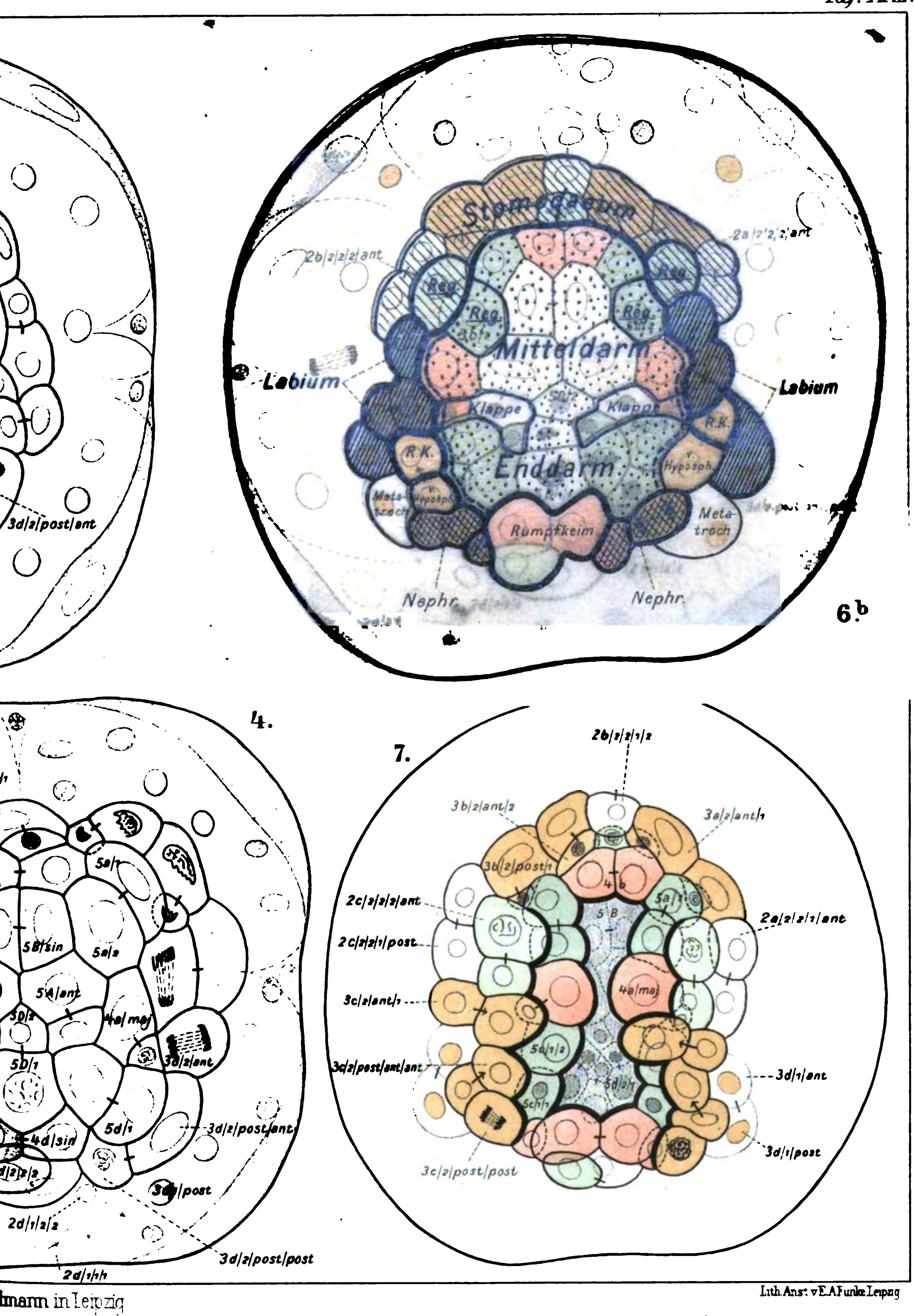
Verlag v Wilhelm



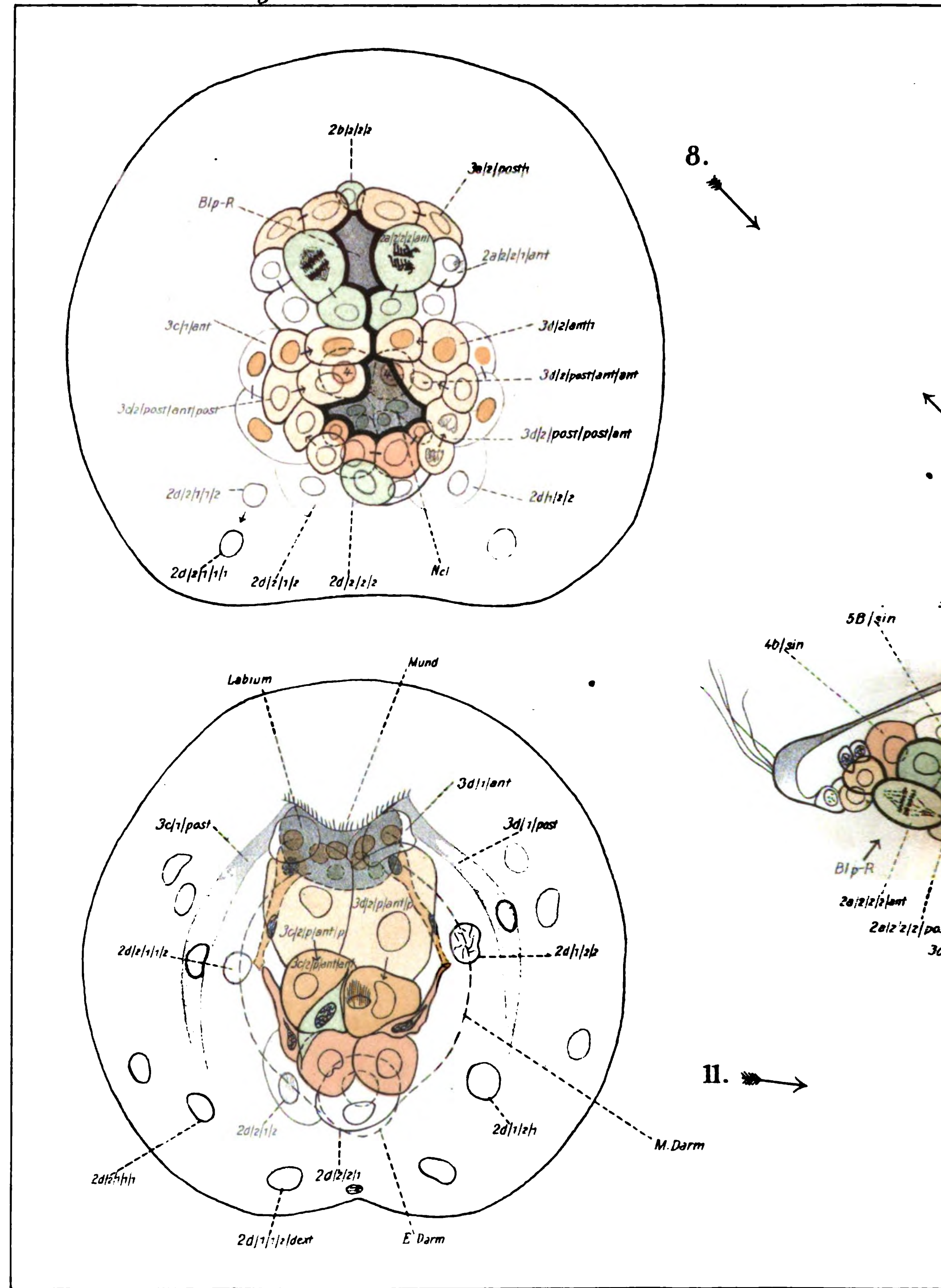
gelmann in Leipzig



Woltereck del.
Verlag v Wilhelm En

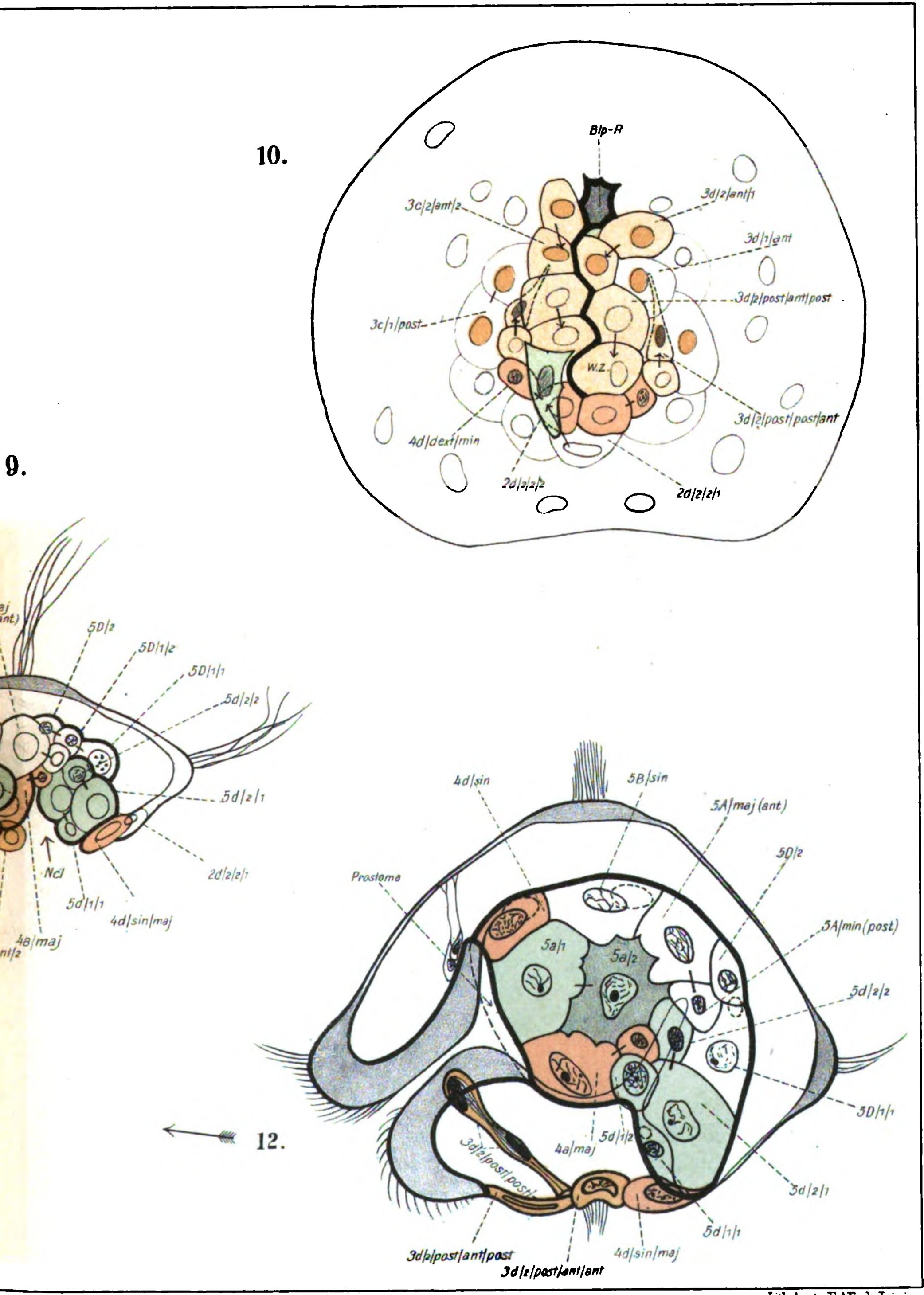


...lmann in Leipzig
Lith. Anst. v E. A. Funke Leipzig



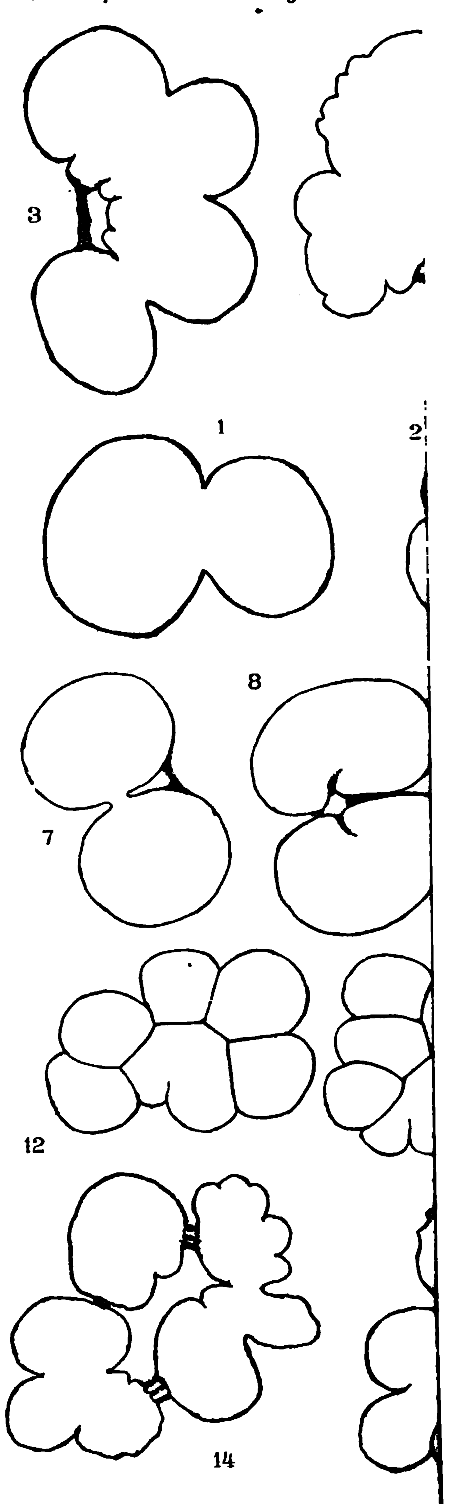
Woltereck del.

Verlag v. Wilhelm En



...lmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


3
1
2
8
7
12
14

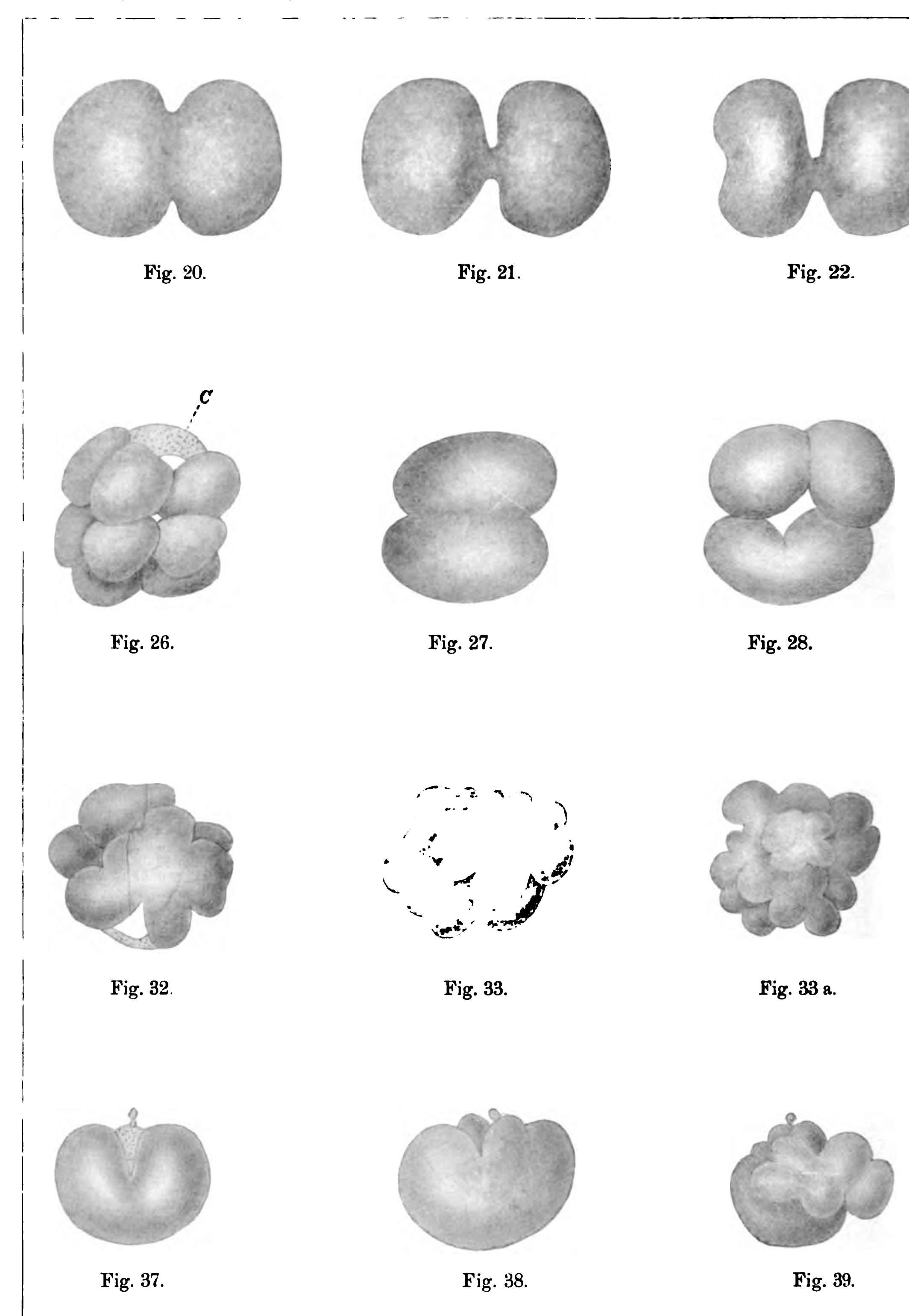


Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.

Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28.

Fig. 32. Fig. 33. Fig. 33 a.

Fig. 37. Fig. 38. Fig. 39.

Verlag von Wilhelm

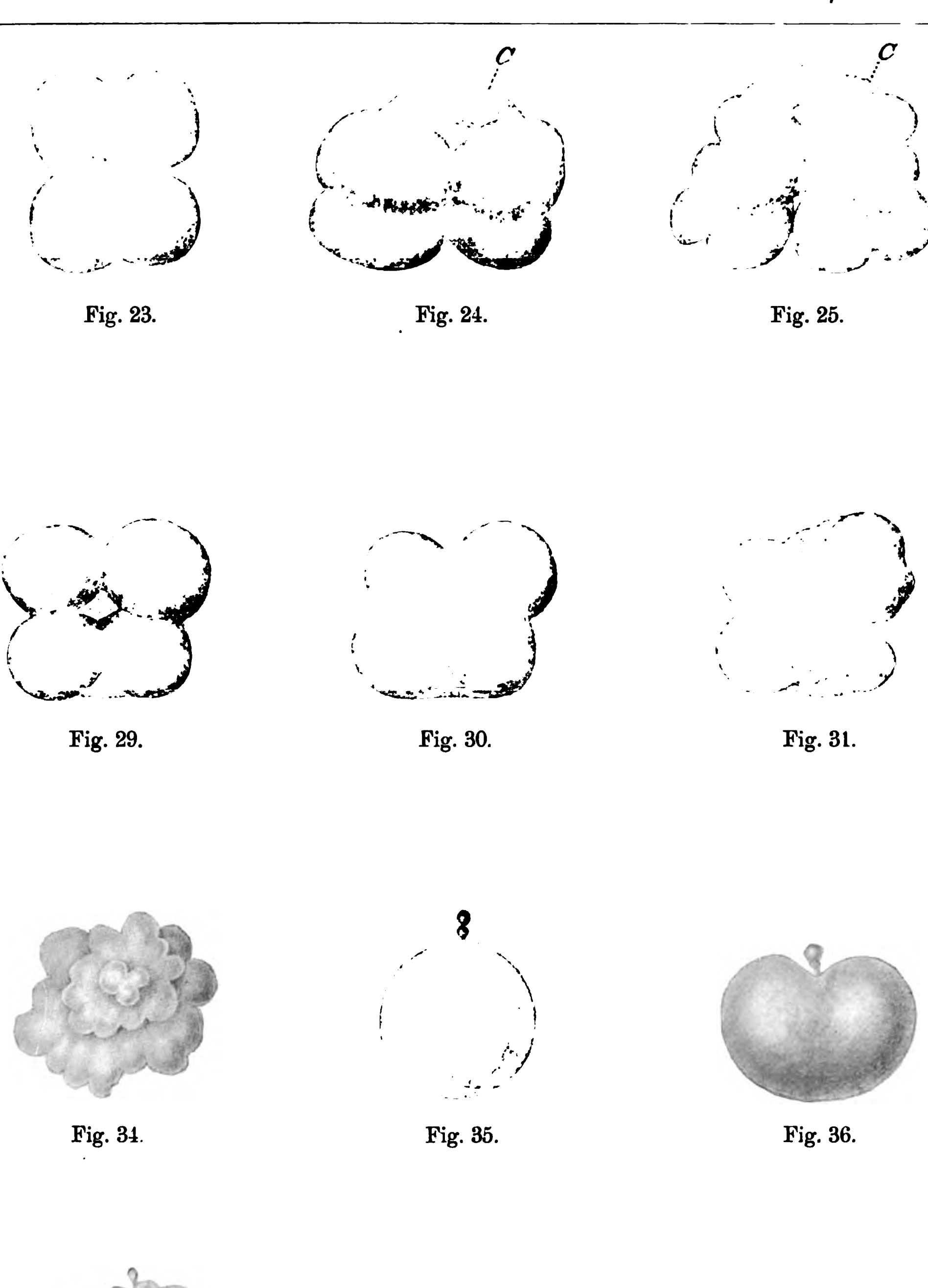


Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 29.

Fig. 30.

Fig. 31.

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 40.

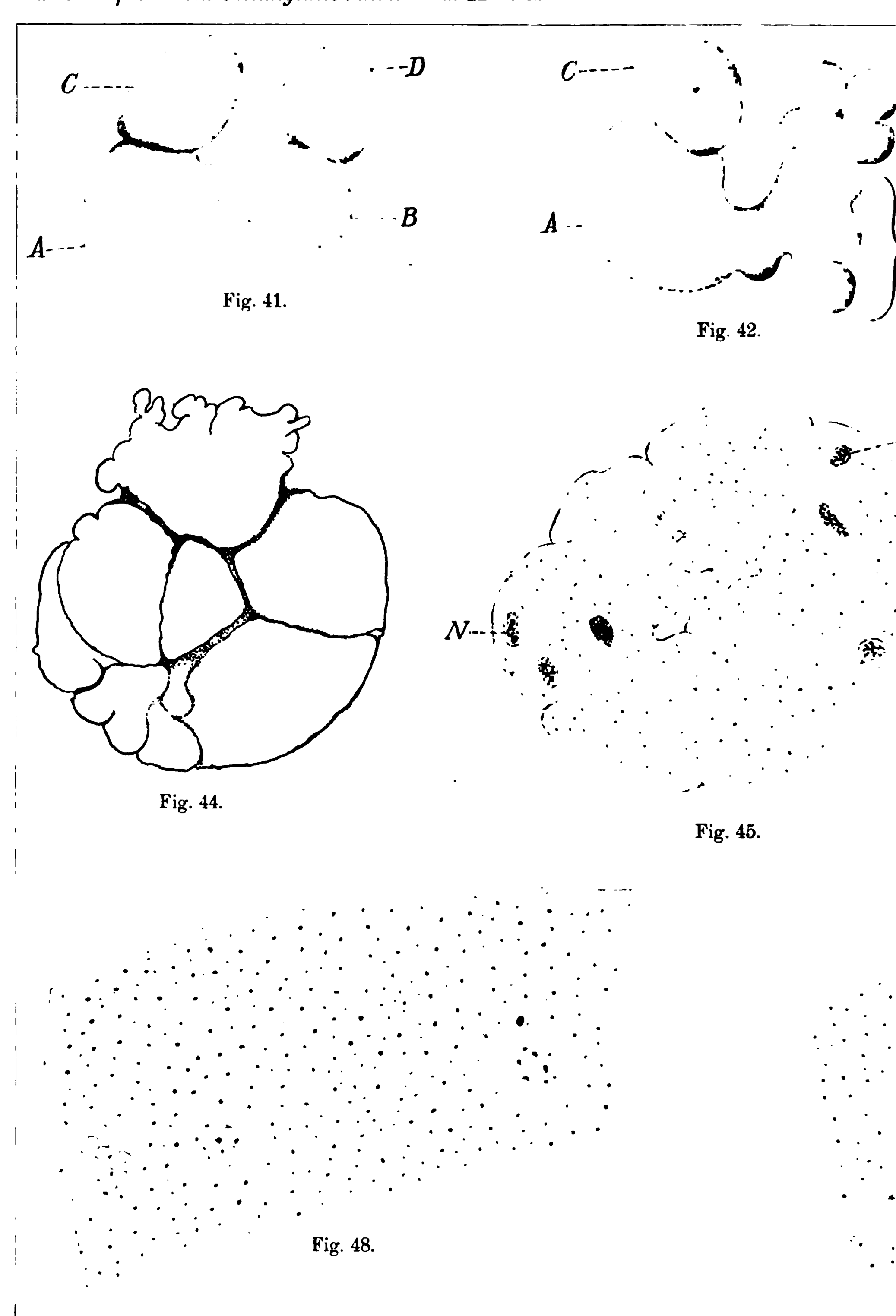


Fig. 41.

Fig. 42.

Fig. 44.

Fig. 45.

Fig. 48.

Verlag von Wilhel

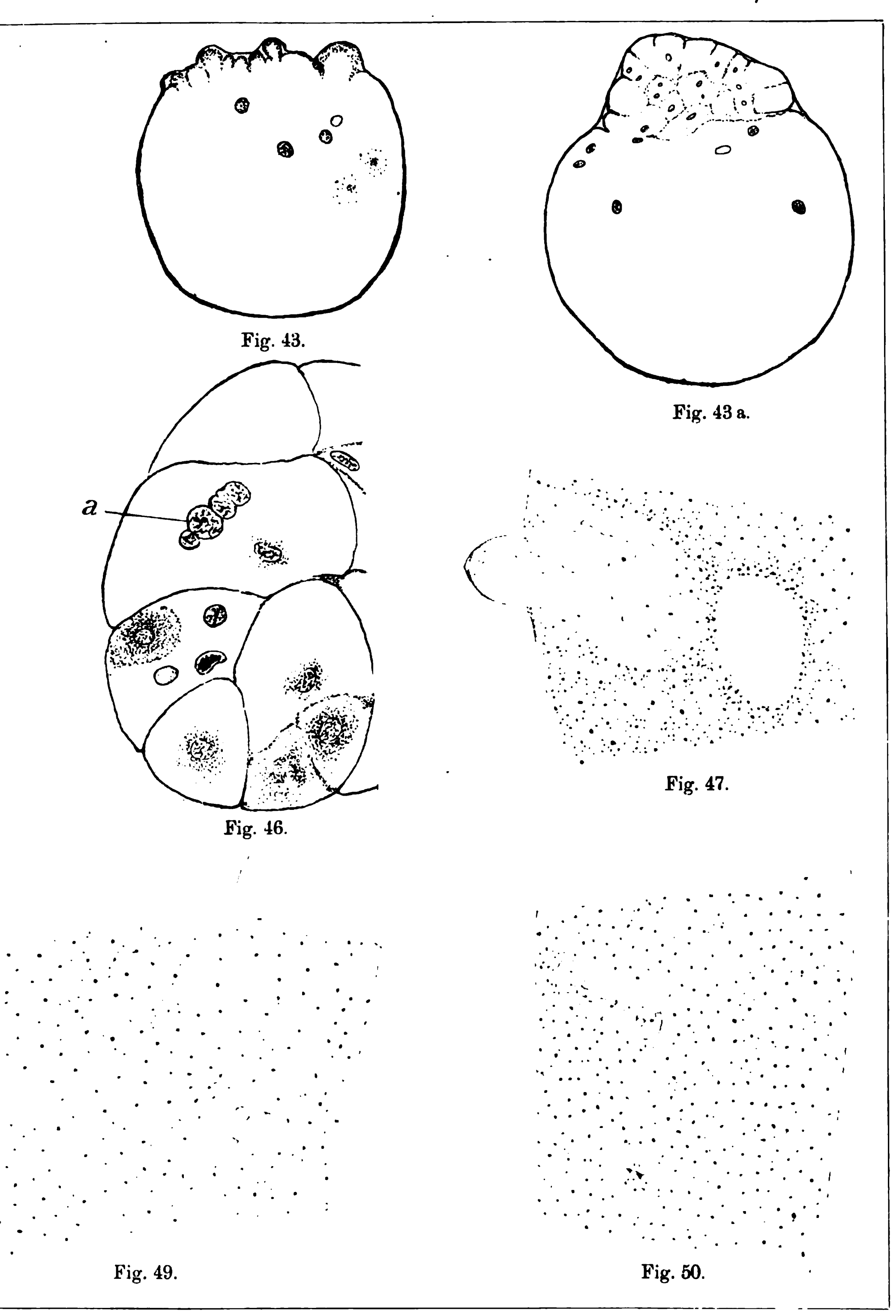


Fig. 43.

Fig. 43 a.

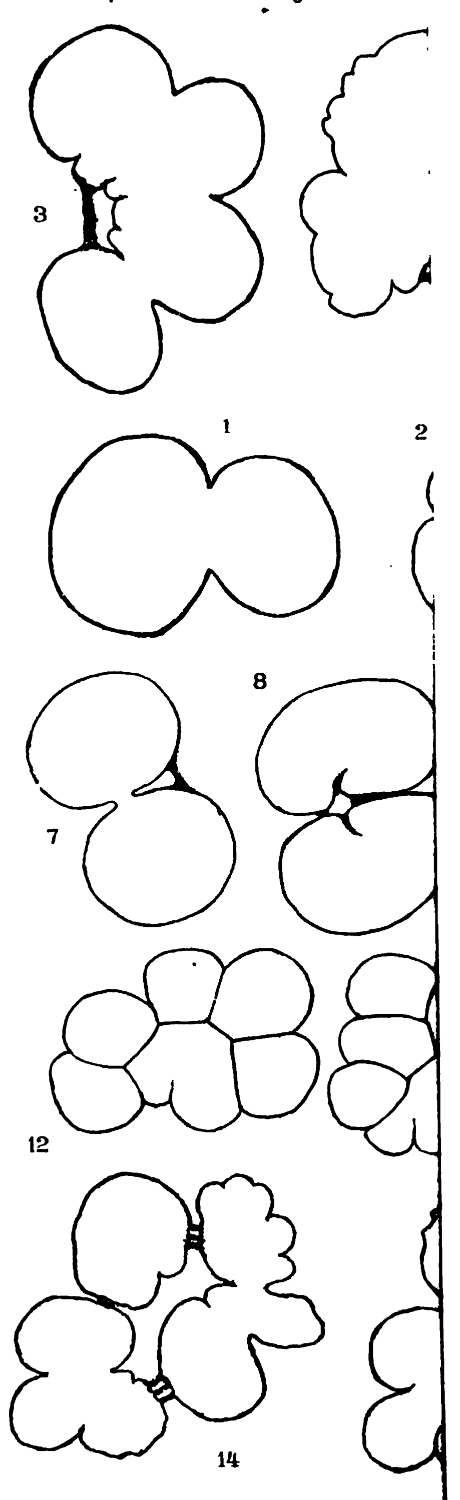
Fig. 46.

Fig. 47.

Fig. 49.

Fig. 50.

ngelmann in Leipzig.



3
1
2
8
7
12
14

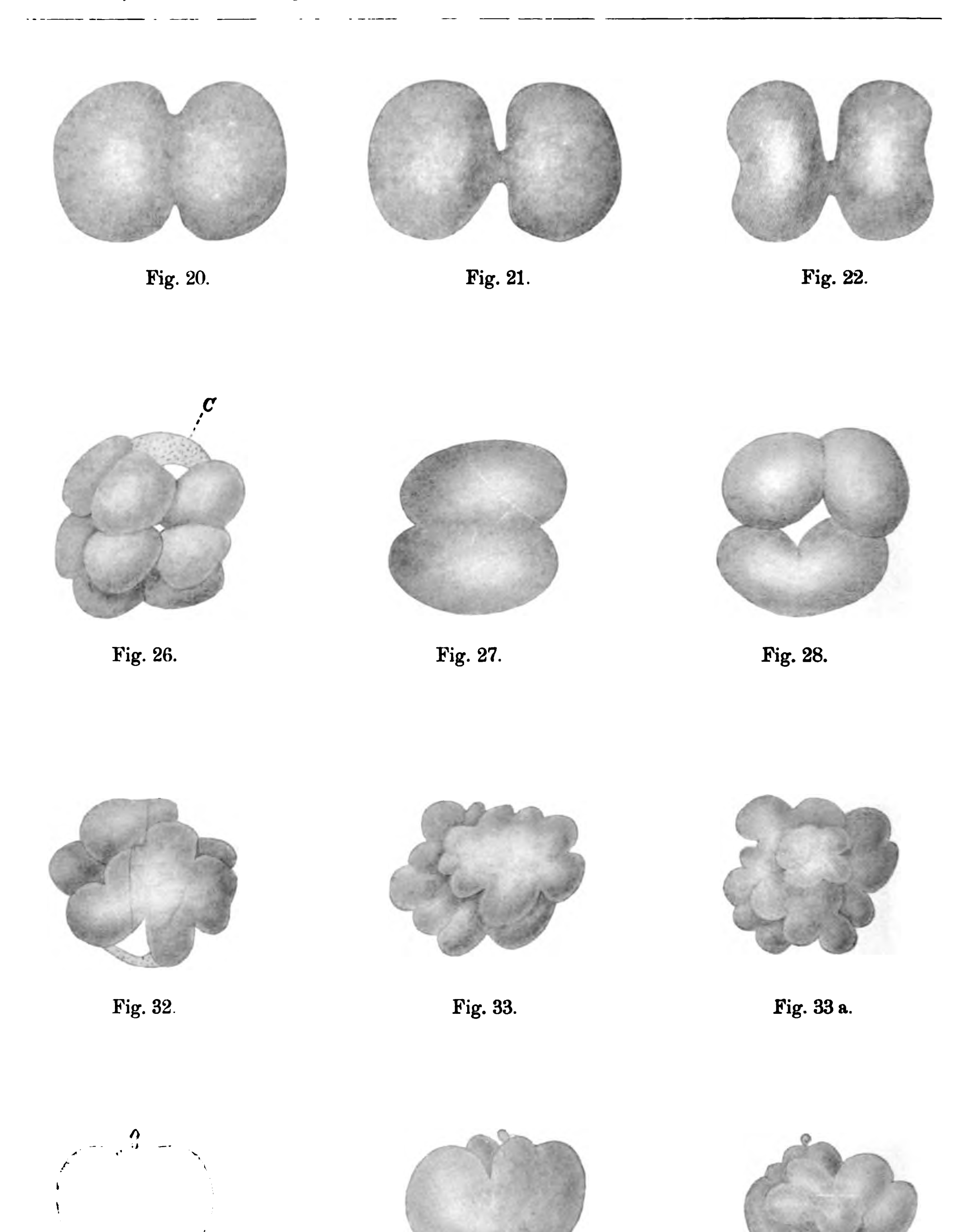


Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.

Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28.

Fig. 32. Fig. 33. Fig. 33 a.

Fig. 37. Fig. 38. Fig. 39.

Verlag von Wilhelm

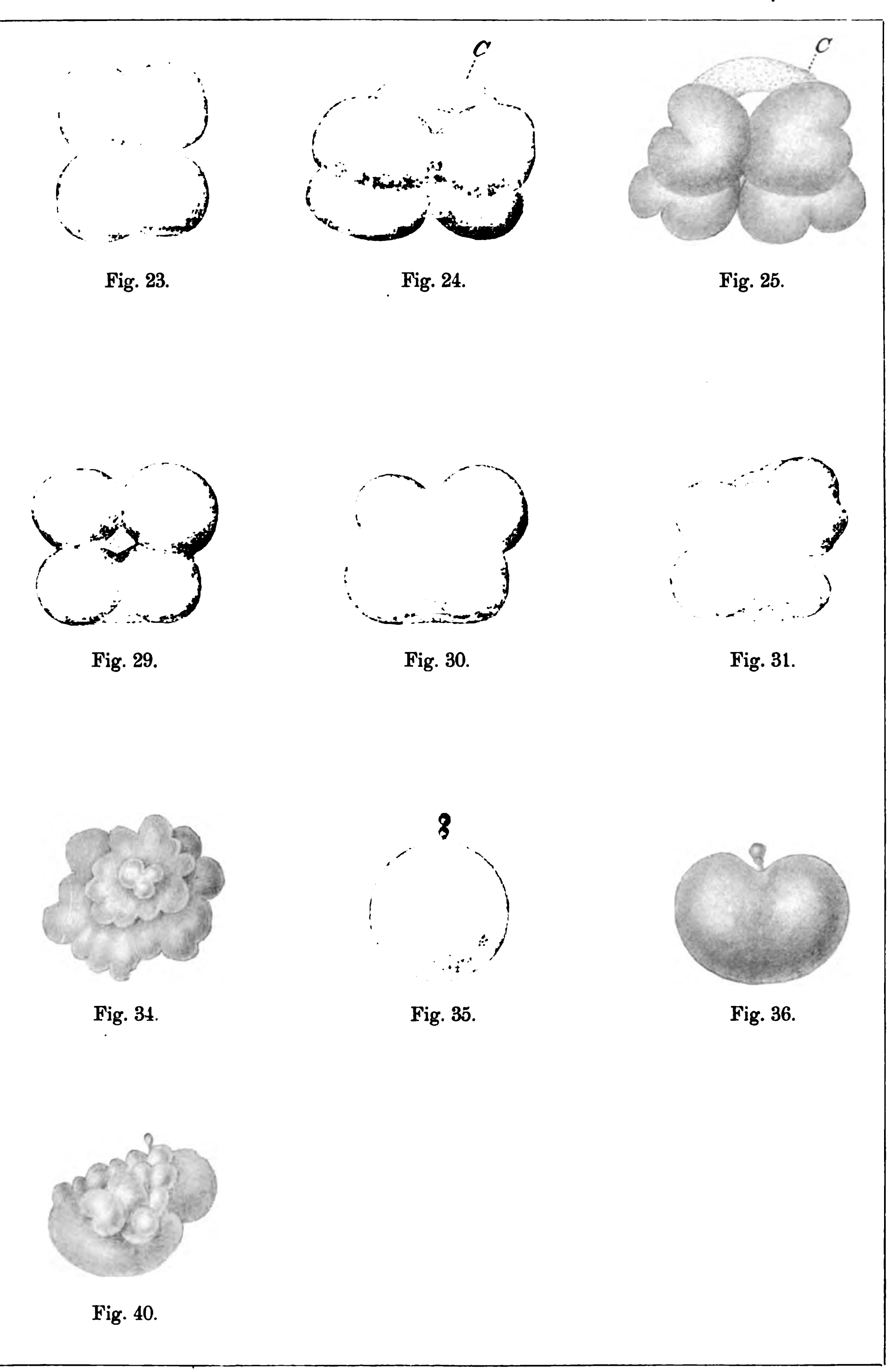


Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25.

Fig. 29. Fig. 30. Fig. 31.

Fig. 34. Fig. 35. Fig. 36.

Fig. 40.

...gelmann in Leipzig.

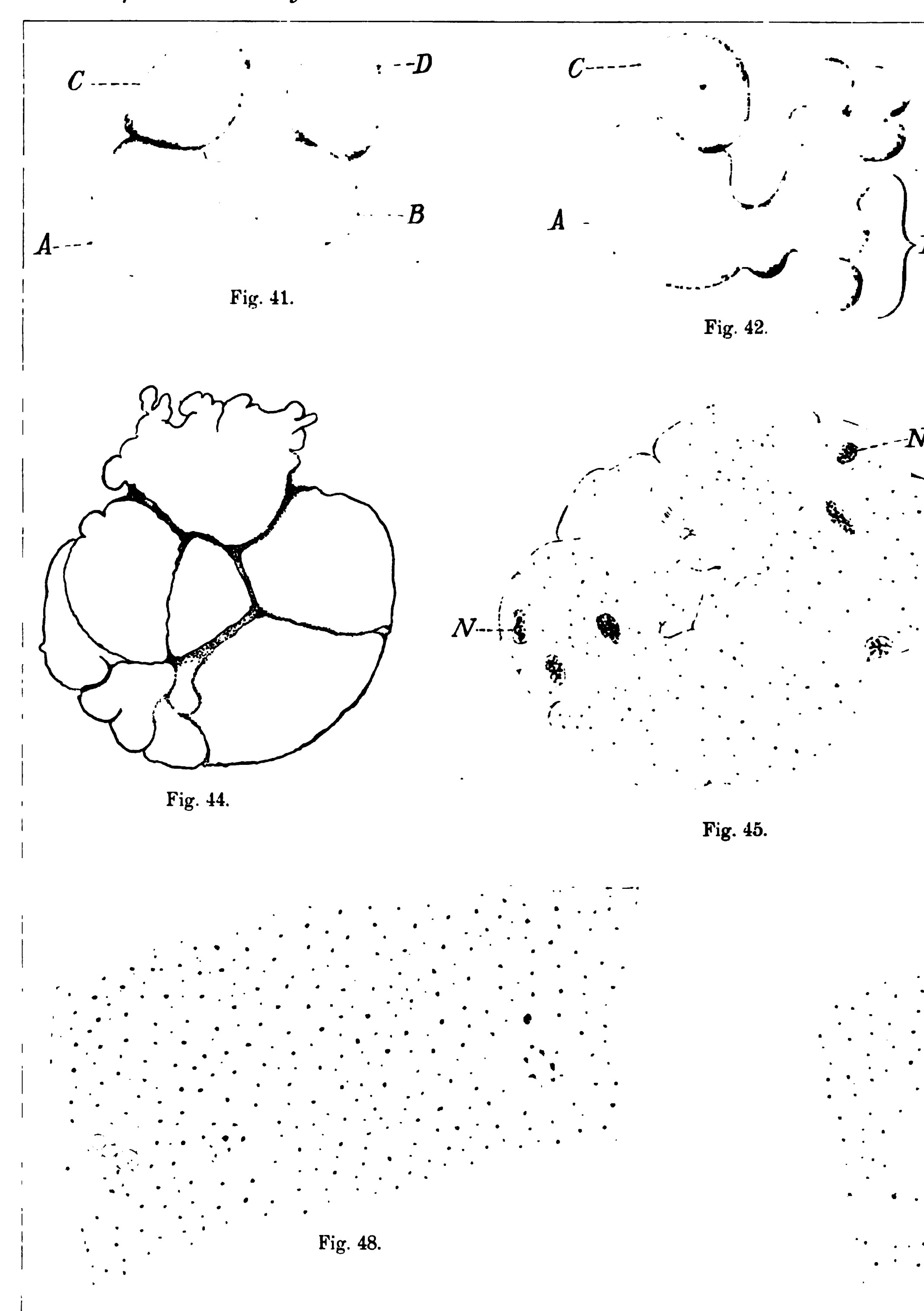


Fig. 41.

Fig. 42.

Fig. 44.

Fig. 45.

Fig. 48.

Verlag von Wilhelm

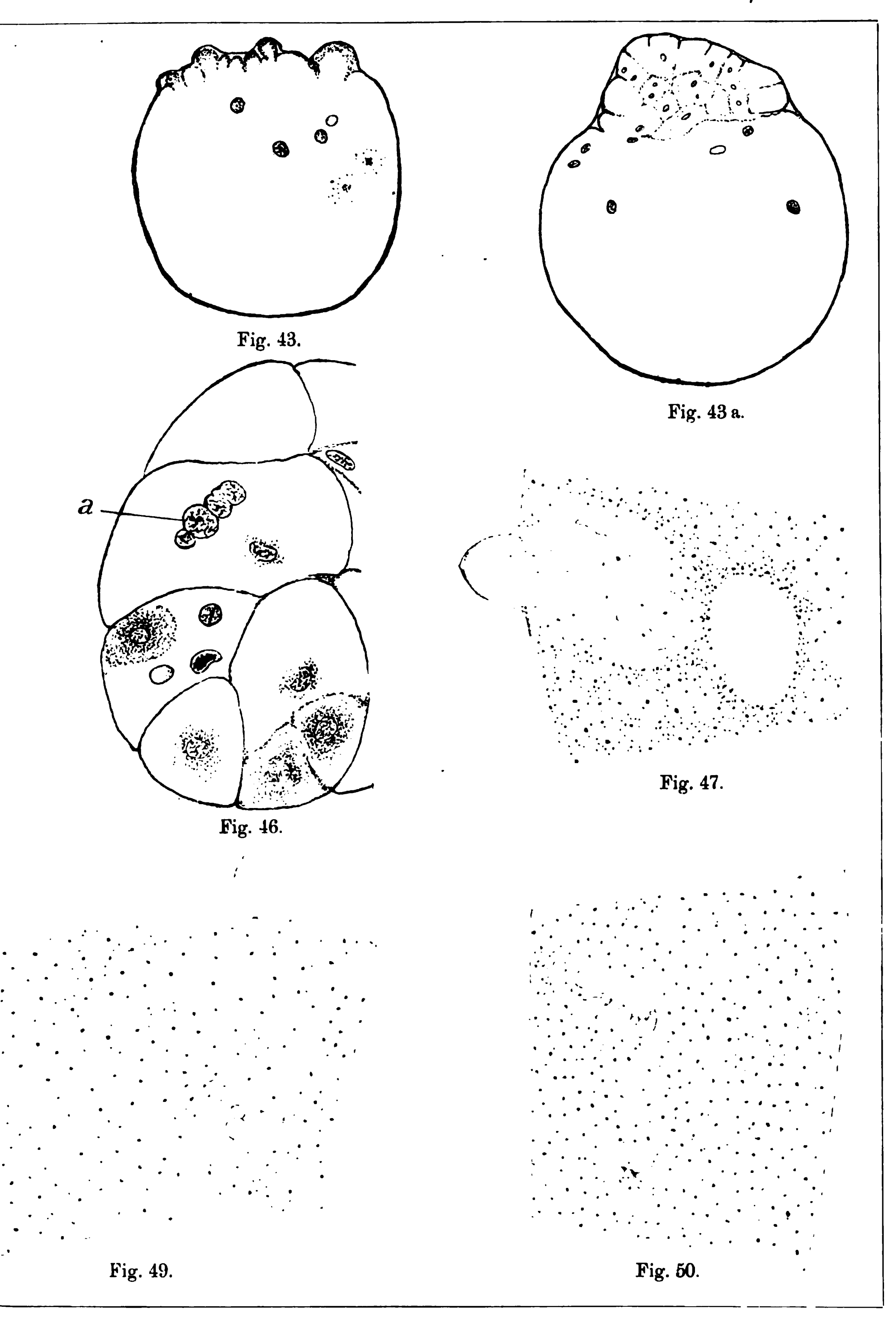


Fig. 43.

Fig. 43 a.

Fig. 46.

Fig. 47.

Fig. 49.

Fig. 50.

ngelmann in Leipzig.

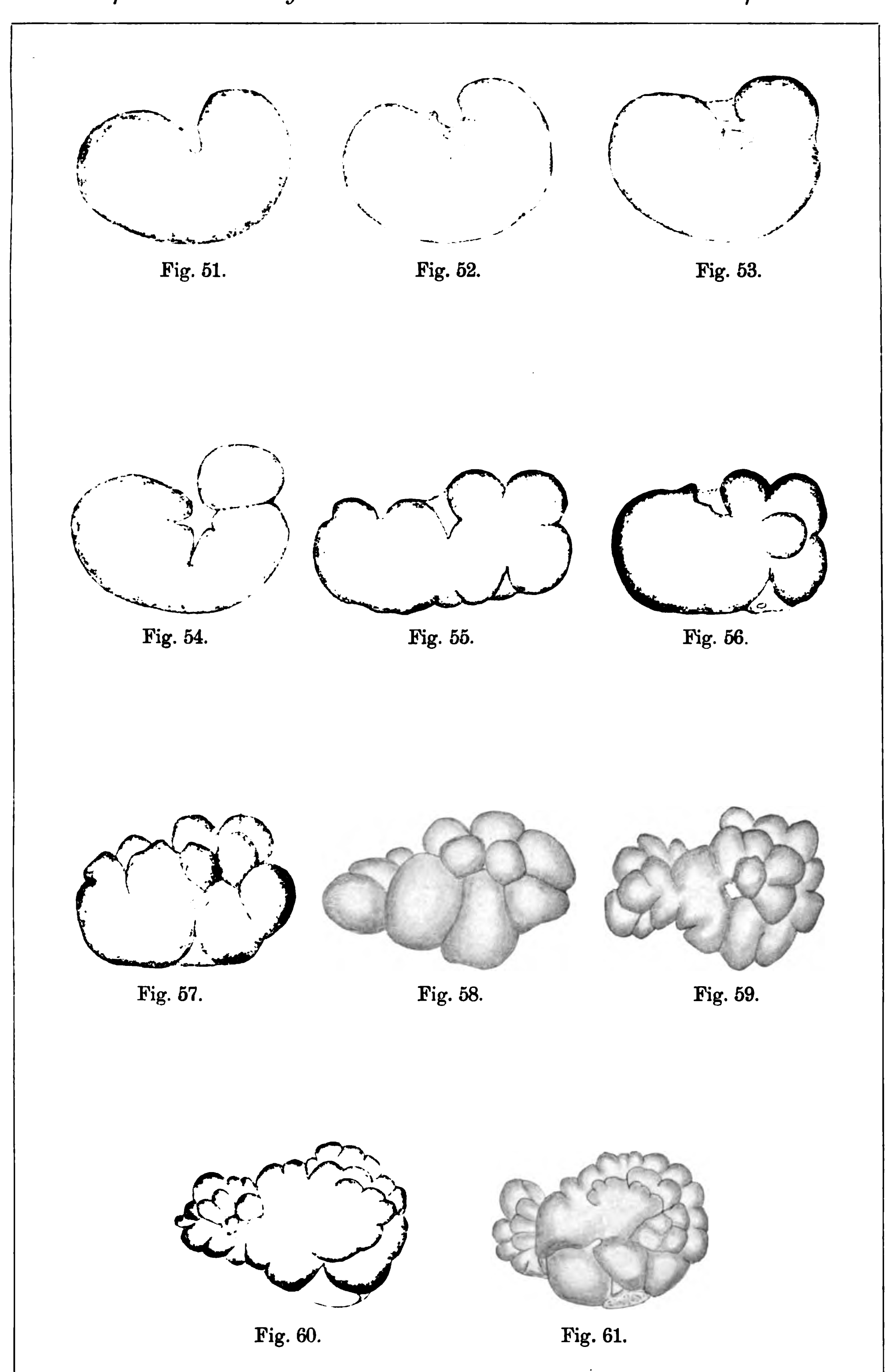


Fig. 51. Fig. 52. Fig. 53.

Fig. 54. Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 57. Fig. 58. Fig. 59.

Fig. 60. Fig. 61.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

B

A

Fig. 62.

A

Fig. 63.

Fig. 64.

Fig. 65.

Fig. 66.

Fig. 67.

Fig. 68.

Fig. 69.

Verlag von Wilhelm

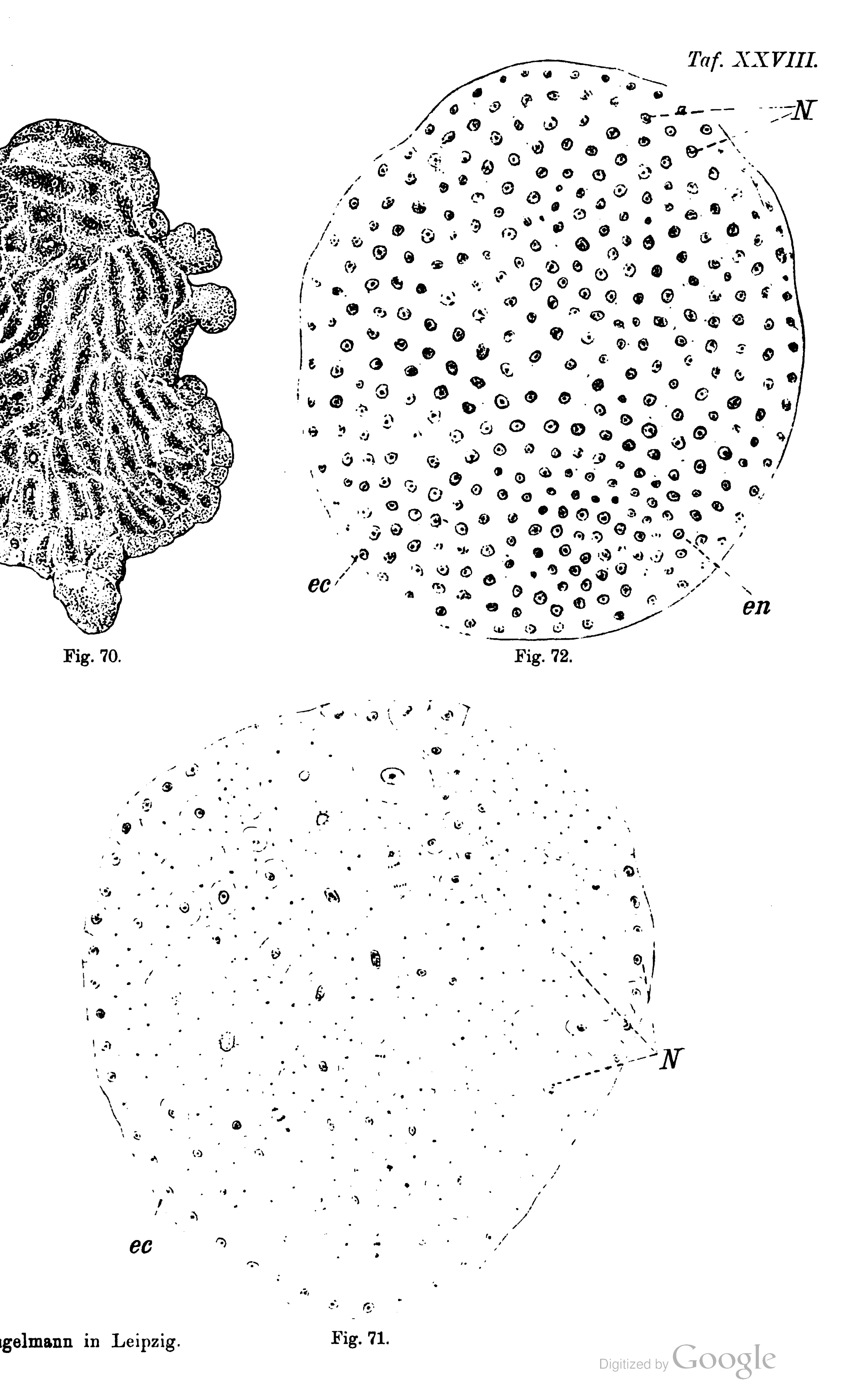
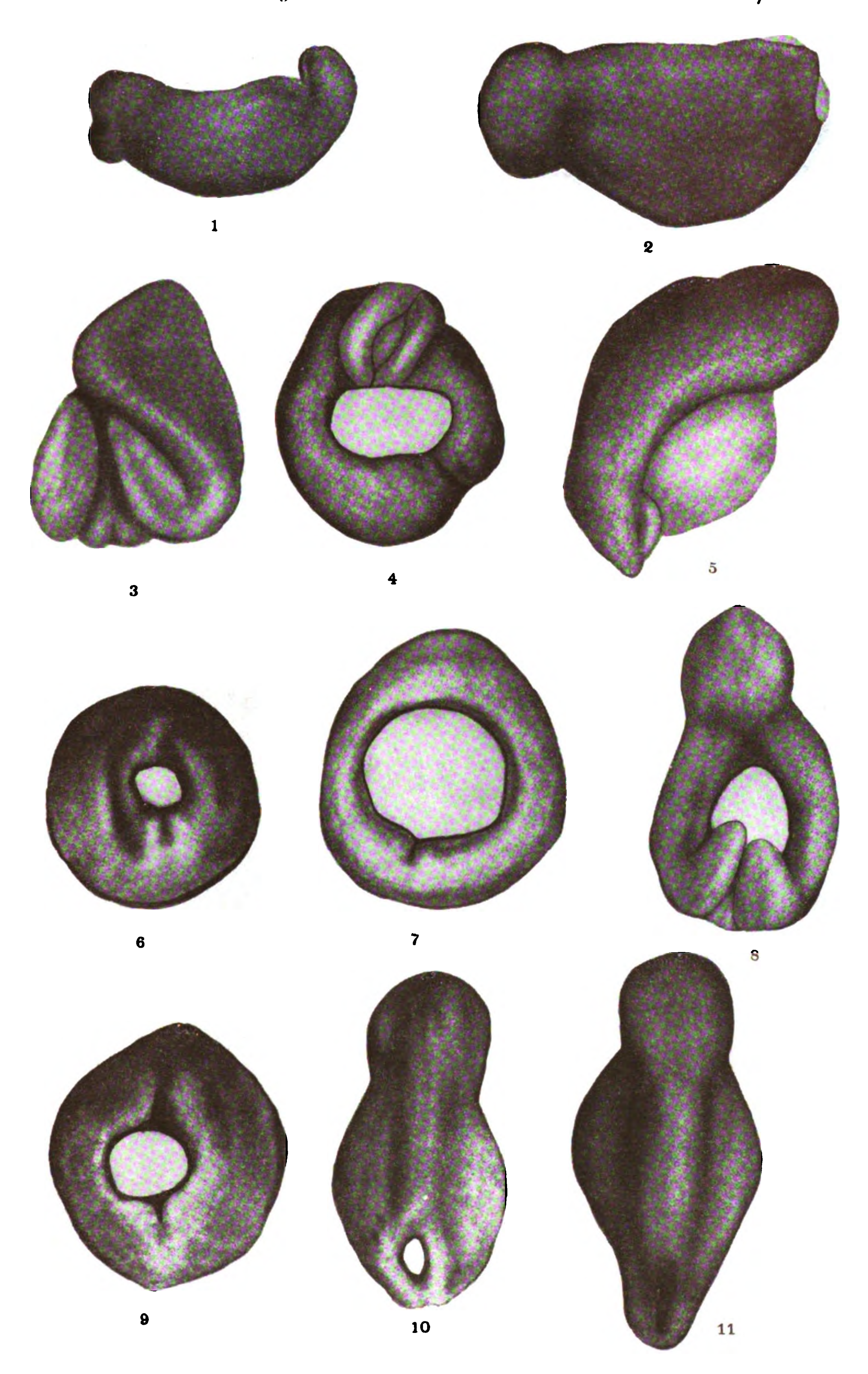


Fig. 70.

Fig. 72.

Fig. 71.

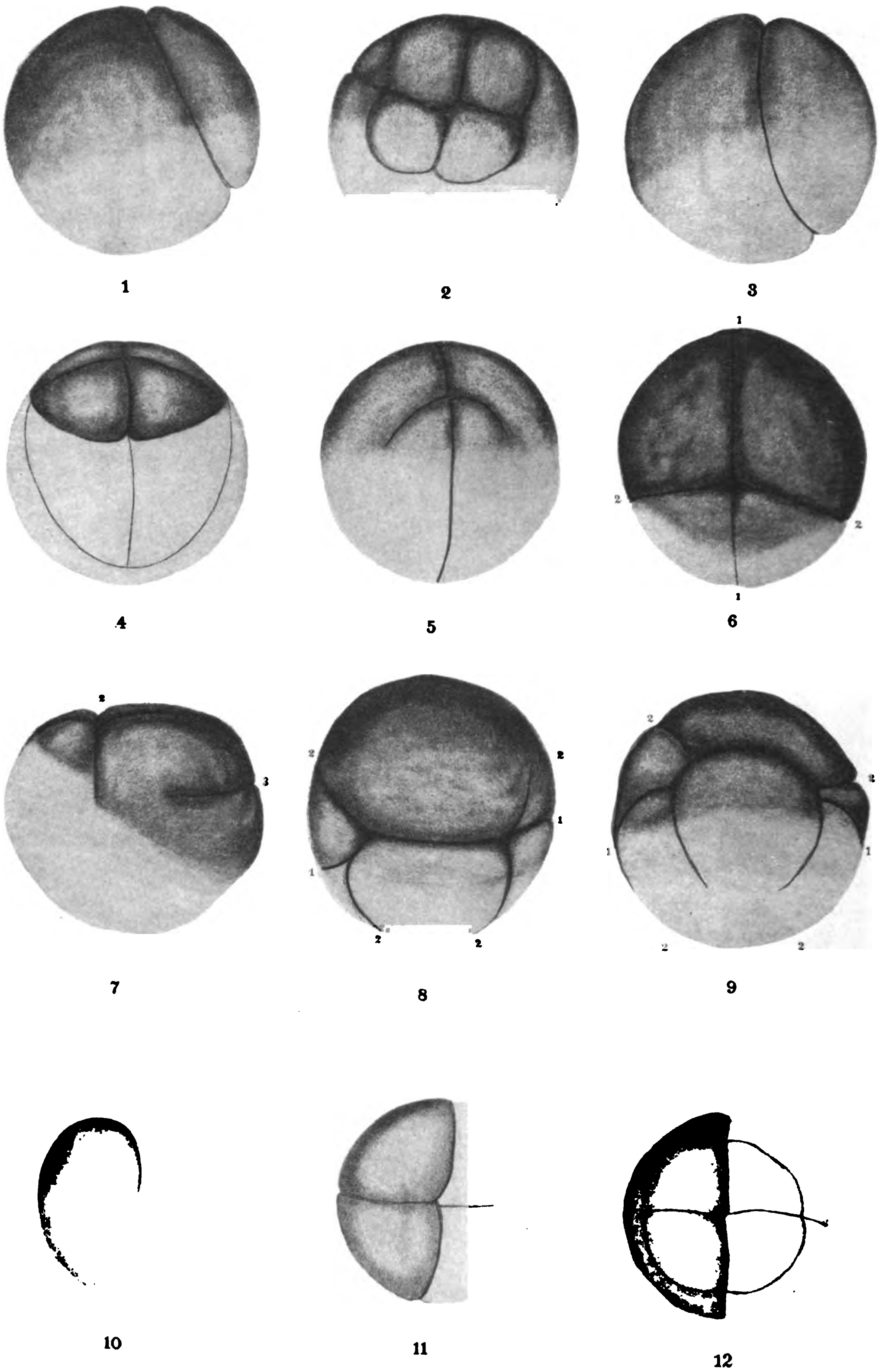
gelmann in Leipzig.



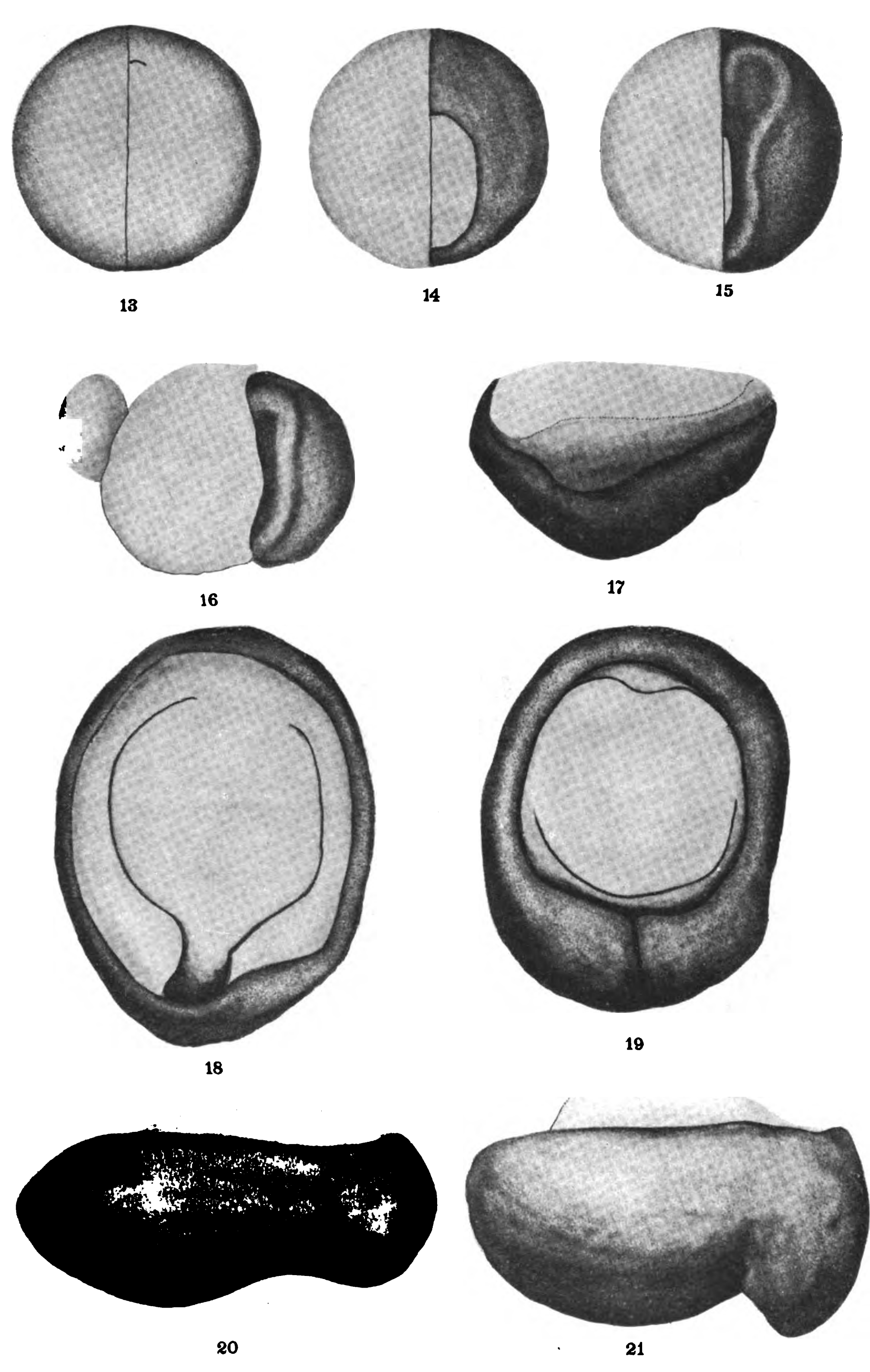
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Photolithogr. v. H. F. Jutte Leipzig



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Photolithogr. v H.F Jutte, Leipzig

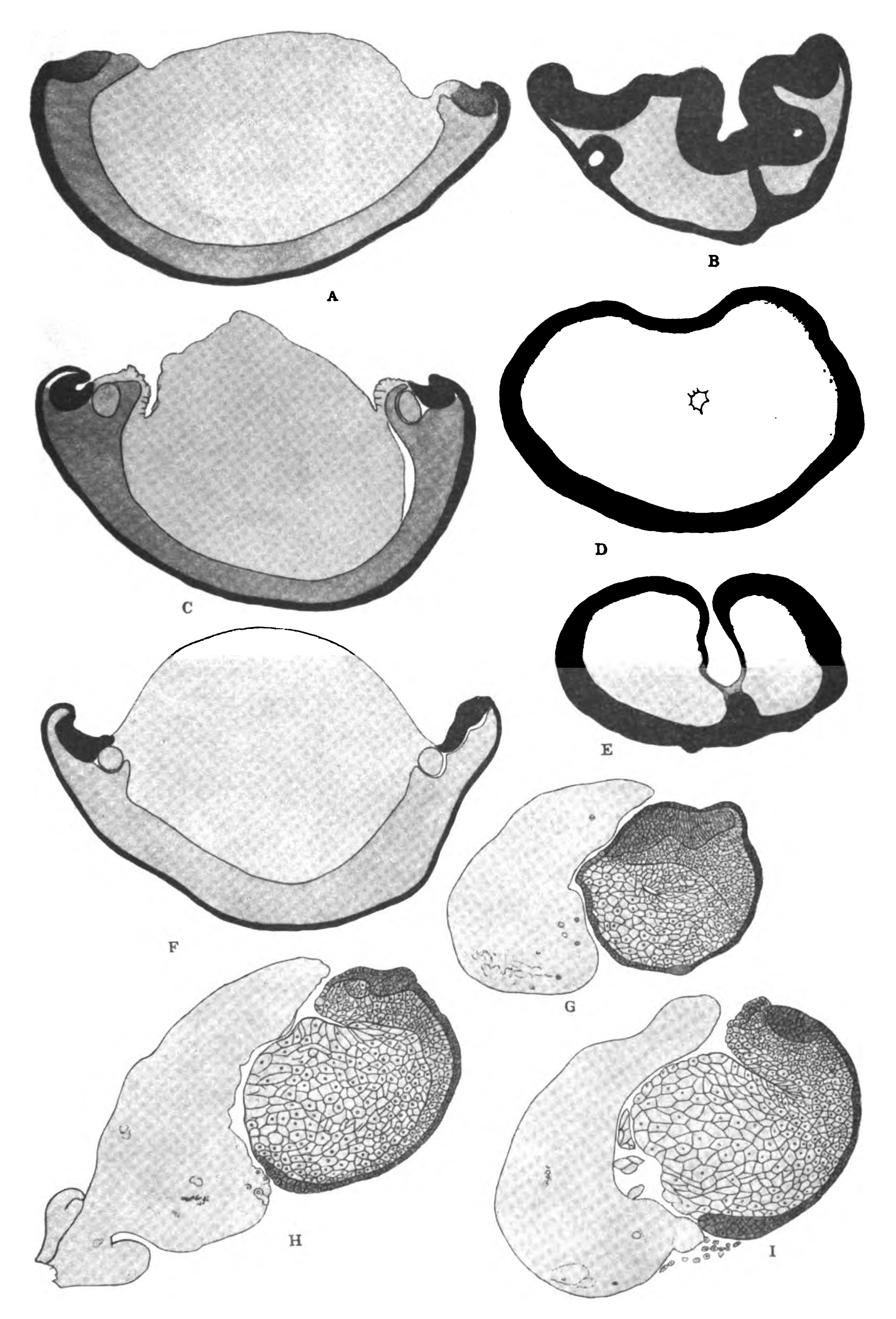


Verlag v Wilhelm Eng

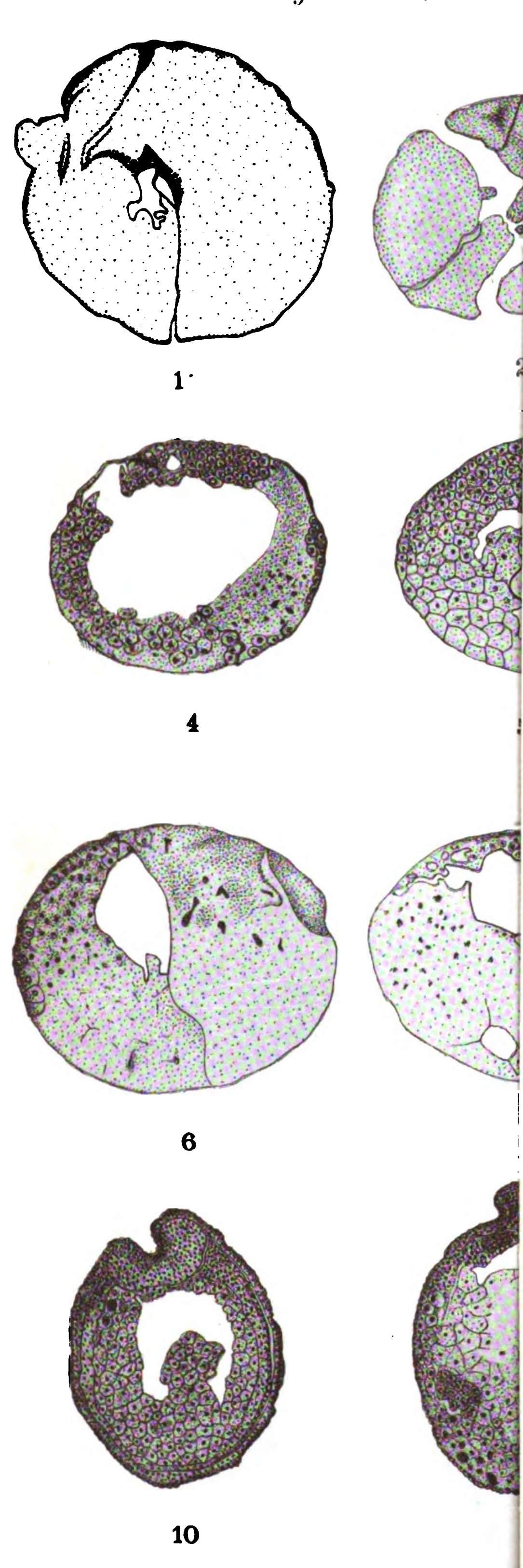


elmann in Leipzig.

Photolithogr. v. H.F. Jütte, Leipzig



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Photolithogr. v. H. F. Jutte, Leipzig



Verlag v. Wil



Verlag v. Wilhelm Eng

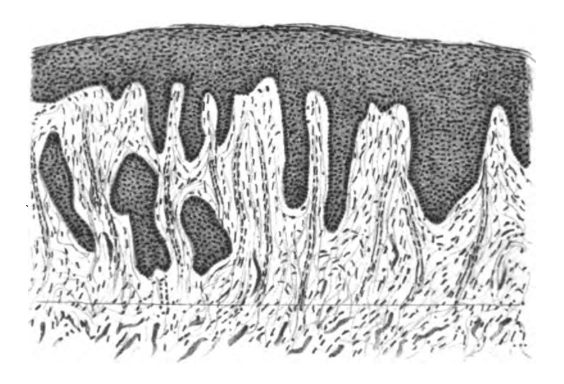


mann in Leipzig
Lith Anst v E.A.Funke, Leipzig

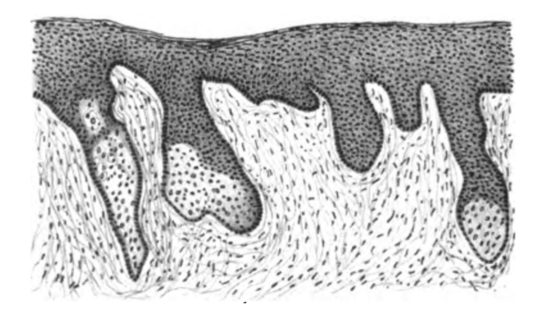
1.



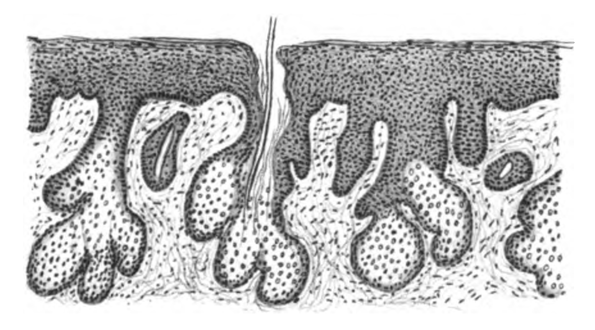
2.



3.

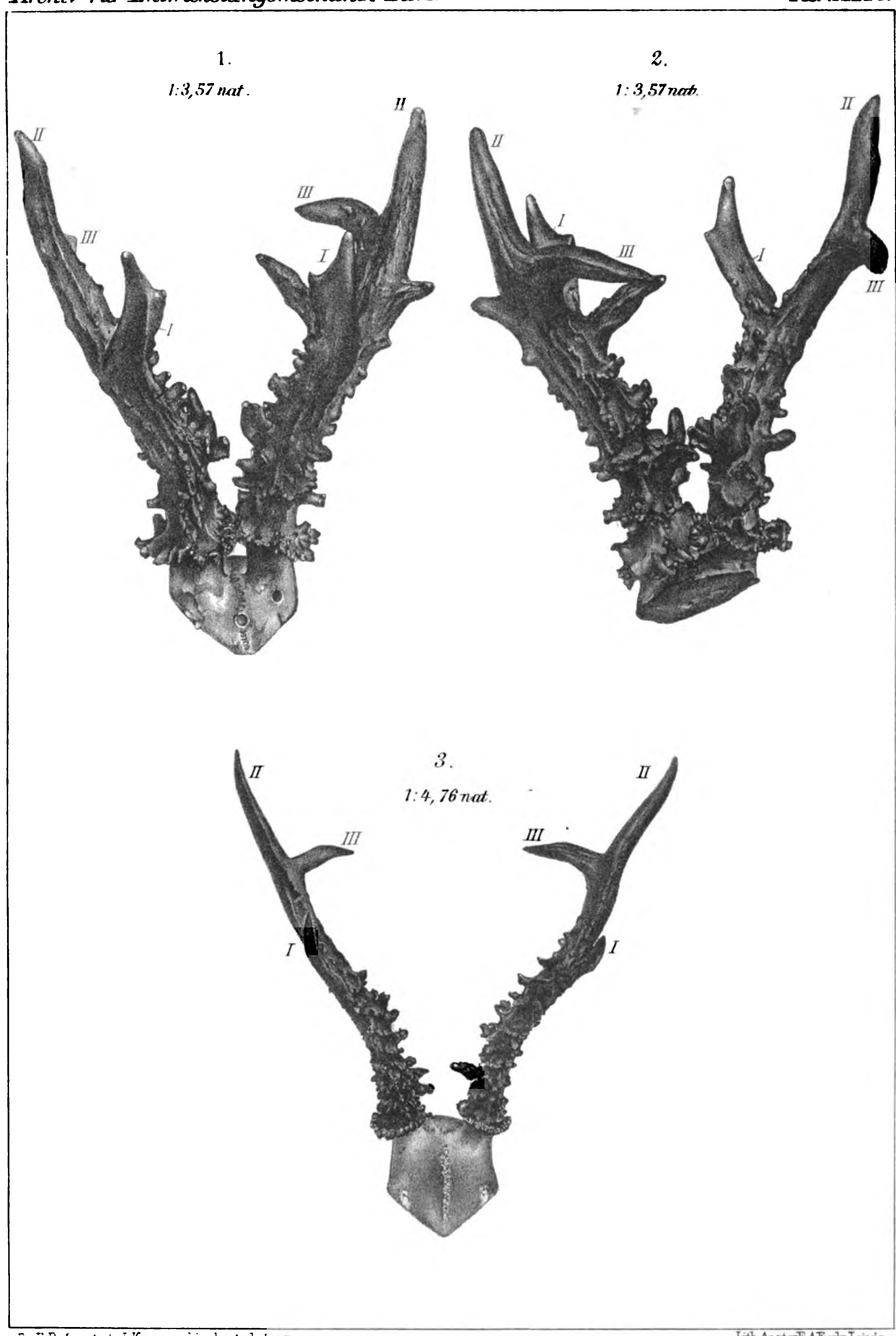


4.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

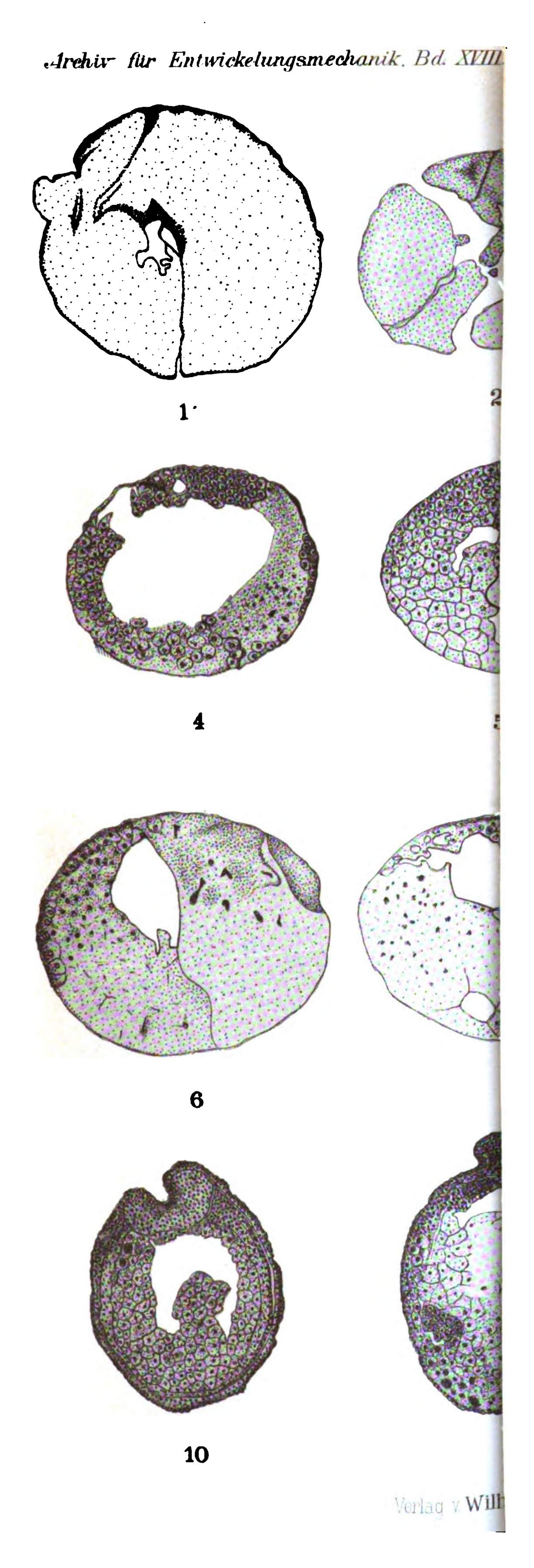
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Dr. R. Bofenat et J. Krzanowski ad nat. photogr.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

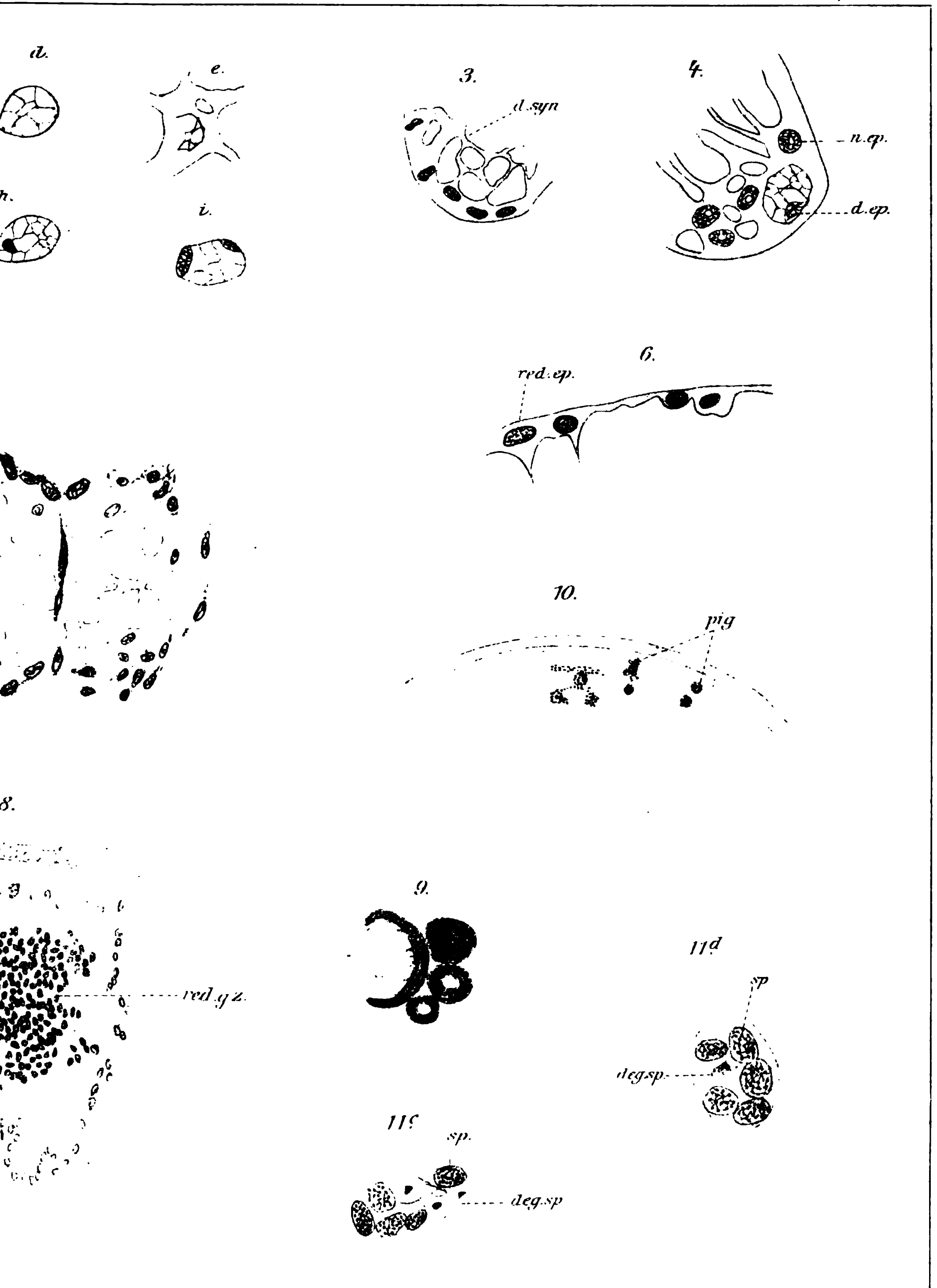
Verlag v. **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.



Verlag v. Wilh



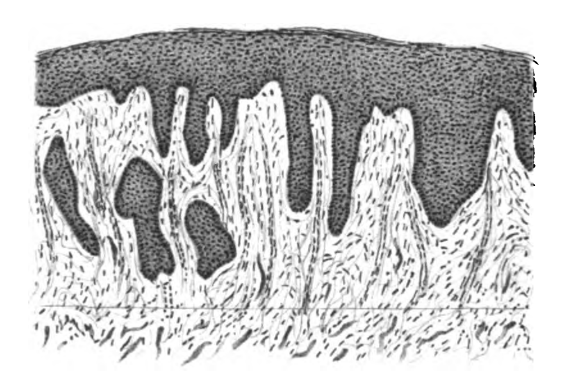
Verlag v Wilhelm E


d.
e.
h.
i.
3.
d.syn
4.
n.ep.
d.ep.
6.
red.ep.
10.
pig
8.
red.g.z.
9.
11d
sp
deg.sp.
11c
sp.
deg.sp

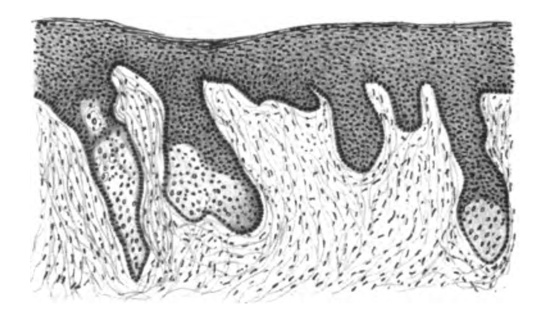
1.



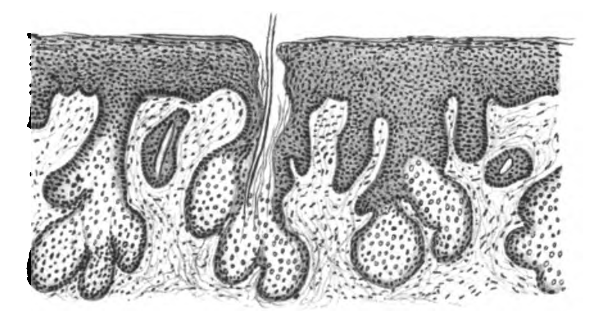
2.



3.

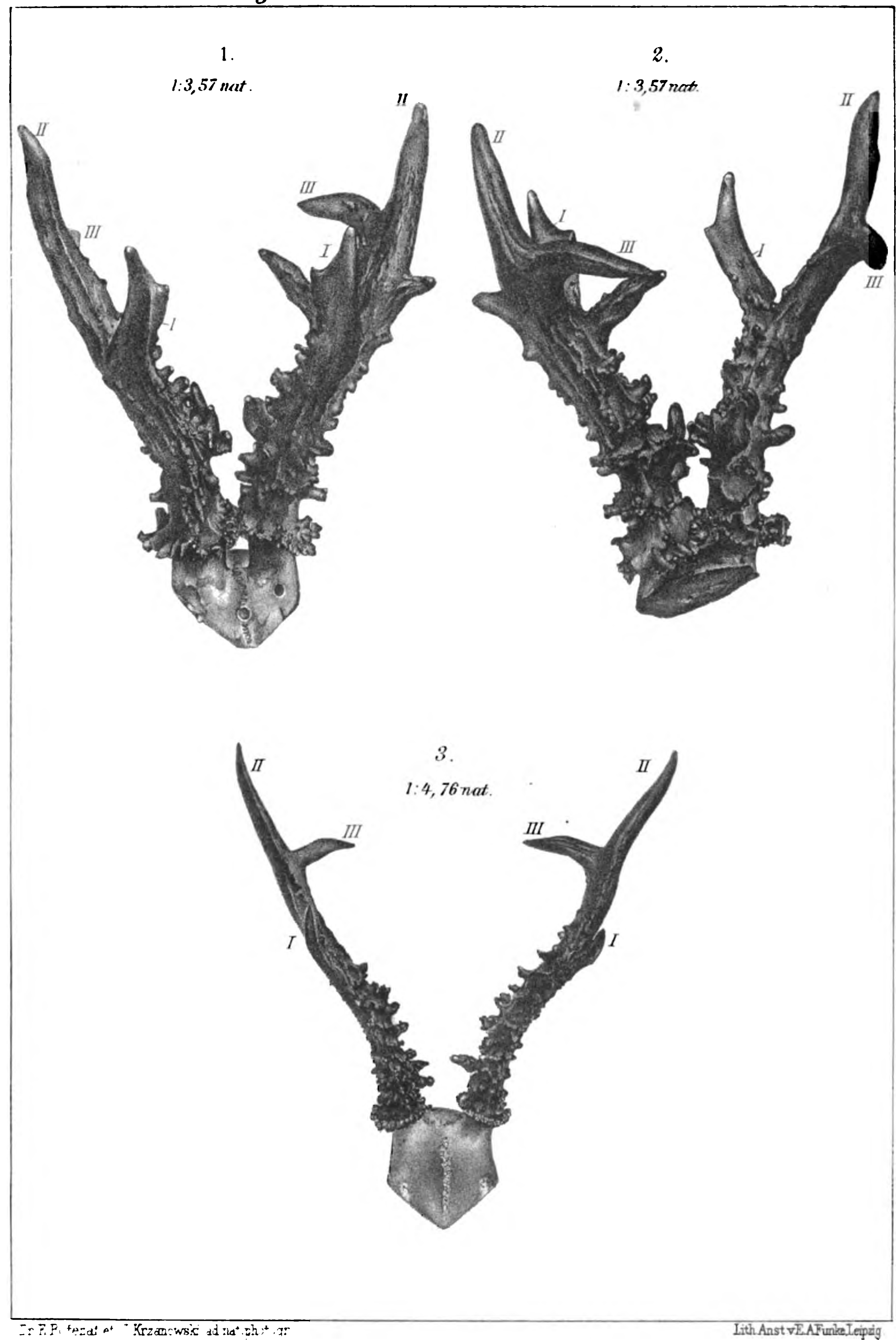


4.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.